BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 46, mai-juin 1972, Botanique 2

Contribution à l'étude de quelques feuilles de Monocotylédones

par Dauphine Ravololomaniraka *

Résumé. — Les feuilles des Monocotylédones étudiées croissent à partir du fonctionnement de trois apex foliaires superposés, initiés dans l'assise sous-épidermique, et de méristèmes intercalaires. Leur partie unifaciale est uniquement le résultat de l'activité de l'apex dorsal à laquelle s'ajoute éventuellement l'action d'un méristème intercalaire. L'apex ventral peut n'avoir qu'un fonctionnement limité, aboutissant à former un soubassement ligulaire, ou à créer une ligule bien développée. Ces observations conduisent à une discussion des interprétations avancées au sujet des feuilles unifaciales des Monocotylédones.

Abstract. — Among Monocotyledons, the investigated leaves originate in the derivatives of three superposed growth centers, initiated from the subepidermal layer, and some intercalary meristems. The abaxial apex with, on occasion, the assistance of an intercalary meristem, produces the unifacial part. The adaxial apex is able to give rise to a protrusion, the ligule, or its process of cell division is soon suspended and results in the formation of a ligular buttress. These new data lead to debate the interpretations of the unifacial monocotyledonous leaves.

SOMMAIRE

Historique 32
Matériel et techniques.......... 35
Liste d'échantillons frais 35
Liste d'échantillons d'herbier 35

Les feuilles ensiformes.......... 37
I. Étude du genre *Iris*.......... 37
1. *Iris varbossania* Maly.......... 37
2. Autres espèces d'*Iris*.......... 42
II. *Gladiolus* sp. 43
III. *Cladium flexuosum* Clarke.......... 44
IV. *Xyris* 46
1. *Xyris decipiens* N.E. Br. 46
2. Autres espèces de *Xyris*.......... 47

* *Laboratoire de Botanique tropicale, 1, rue Guy-de-la-Brosse, 75005 Paris.*

V. *Anarthria laevis* R. Br. 47

VI. *Conostylis petrophiloides* F. Muell. 48

VII. *Tetroncium magellanicum* Willd. (Juncaginacées) 48

VIII. *Dianella* sp. 48

1. *Dianella intermedia* Endl. 48
2. *Dianella ensifolia* (L.) D.C. et *Dianella revoluta* R. Brown 49

IX. Conclusions sur les feuilles ensiformes 49

1. Existence de deux catégories de feuilles 49
2. Développement des feuilles ensiformes 49
3. Existence de trois massifs méristématiques à l'origine de la feuille 50

Les feuilles cylindriques 51

I. Le genre *Allium* 51

1. *Allium cepa* L. 51
2. *Allium porrum* L. 53
3. Autres espèces d'*Allium* 54
4. Conclusions sur le genre *Allium* 55

II. *Juncus obtusiflorus* Ehrh. 55

Les feuilles terminées par un apex court 57

I. *Hyacinthus orientalis* L. 57
Formation des feuilles 57

II. *Sanseverinia* sp. 58

III. *Crocus nudiflorus* Sm. 59

IV. Conclusions sur les feuilles à apex court 60

Conclusions générales 61

Références bibliographiques 66

Les feuilles des Monocotylédones ont été l'objet de nombreuses interprétations et les résultats anciens, comme ceux de Trécul (1853), ont été récemment remis en question par des travaux sur la diplophyllie et la peltation des phyllomes végétatifs. Il nous a, cependant, paru que certaines de ces interprétations ne s'appuyaient pas sur une étude assez précise de l'ontogénie et du développement de ces feuilles. Aussi notre travail a-t-il consisté :

— à suivre le développement de telles feuilles depuis les premiers stades jusqu'au stade adulte ;

— à voir si les hypothèses apportées par nos devanciers sont applicables aux résultats de ces observations.

Cet article constitue le résumé partiel d'une thèse de Troisième Cycle [1], effectuée au Laboratoire de Botanique tropicale de Paris, sous la direction de M. le Pr. Schnell. Qu'il trouve ici, l'expression de notre gratitude. Nous remercions M. le Pr. A. Eichhorn d'avoir accepté de présider notre thèse et M. le Pr. G. Mangenot qui a bien voulu participer à notre jury. Nous adressons nos remerciements à G. Cusset, Maître-Assistant, pour ses conseils et ses utiles suggestions. Nous ne saurions oublier l'aide apportée par Mlle Duredon et Mme Ganille pour la réalisation matérielle.

M. le Pr. Leroy nous a donné la possibilité de publier cet article ; nous l'en remercions très respectueusement.

1. Thèse soutenue le 14 mai 1970.

HISTORIQUE

L'interprétation des feuilles unifaciales des Monocotylédones a donné lieu à des discussions qui ont porté sur leur valeur morphologique et sur l'explication de leur structure. De nombreuses théories furent successivement avancées.

La plus ancienne, et la plus généralement admise, est celle de la « soudure ». La majorité des espèces d'*Iris* ont des feuilles ensiformes. Cette singulière forme est caractérisée par un plan foliaire dirigé d'avant en arrière, le rendant ainsi vertical. La définition linnéenne « ensiforme (folium) est anceps, a basi versus apicem adtenuatum » a été précisée par des auteurs modernes, notamment Bischof, qui ajoute que : « la feuille ensiforme (Schwertförmig) regarde la tige par son bord antérieur, montre toujours, sur sa coupe transversale, un plus fort diamètre dans son milieu et s'amincit ensuite fortement des deux côtés vers le bord ».

L'explication la plus ancienne de cette anomalie est due à de Candolle ; elle est résumée par Auguste de Saint-Hilaire (1840) dans les lignes suivantes : « la feuille ensiforme, qui a la forme d'un glaive et ses bords parallèles à la tige, est canaliculée à sa base ; puis ses deux moitiés se rapprochent, et enfin elles se soudent par leur surface supérieure : alors, comme l'a remarqué M. Naudin, le bord supérieur se trouve formé par les deux bords réunis, le bord inférieur est le milieu du dos et, par conséquent, les deux faces larges sont chacune l'une des moitiés de la surface inférieure ». En 1842, Flourens proclamait la théorie de « la soudure habituelle » comme une des plus belles découvertes de de Candolle.

Une adaptation plus récente de cette opinion a été donnée par Chodat et Balicka-Iwanowska (1892) : « la feuille des Iridées repliée selon la nervure médiane, applique ses deux moitiés l'une contre l'autre, de manière à ne plus laisser voir à l'extérieur que sa face inférieure »... « Quoique la concrescence des deux feuillets de la feuille soit congénitale, nous considérerons ce phénomène dans la suite, pour plus de simplicité dans les expressions, comme résultant de la parallélisation et de la soudure des deux moitiés de la feuille. »

Cette opinion de la soudure congénitale des deux moitiés du limbe par leur face supérieure a également été soutenue par Massart (1894) et Celakovsky (1903). Plus récemment, Velenovsky (1905-1910) admet la soudure pour la plupart des feuilles ensiformes, notamment pour les *Iris*, et s'appuie surtout sur les intermédiaires que présente ce genre entre les feuilles ensiformes caractéristiques de certaines espèces et les feuilles bifaciales rencontrées chez d'autres (cas du *Phormium* et du *Dianella*). Il est à remarquer que ces auteurs ont borné leurs recherches au limbe de la feuille adulte.

Guédès (1965) explique la feuille unifaciale des Monocotylédones par le même processus : « le processus qui n'intervient ici qu'en haut du carpelle ou dans le mucron terminal de la Tulipe ou de la Jacinthe se produit sur toute la hauteur du phyllome. La feuille peut alors être creuse ou la cavité peut disparaître par union des lames antérieure et posté-

rieure. La feuille unifaciale peut par ailleurs être cylindrique (et éventuellement creuse) ou plate (et pleine) ». Metcalfe (1969), à propos de la feuille de certaines Cypéracées et à partir de l'étude en coupe transversale de la feuille adulte, retient lui aussi cette hypothèse de la soudure pour expliquer les structures « isobilatérales et pseudodorsiventrales ».

Cependant, quelques voix discordantes s'étaient fait entendre. En effet, dès 1815, Mirbel relevait : « Cet état d'adhérence a été appelé soudure, expression figurée que quelques botanistes n'ont pas craint d'employer au sens propre. »

Trécul, en 1853, à la suite de ses observations sur la formation première et le développement de la feuille de *Carex riparia* et d'*Iris germanica* a contesté la soudure : « Il n'y a point ici de soudure, la feuille naît telle que nous la connaissons. » En 1880, il confirme cette opinion, sur des coupes transversales d'*Iris* et déduit qu'« à la place de la nervure médiane n'est pas le plus gros faisceau, ni le premier né : il y a là, au contraire, un ou deux des plus petits ». Cet auteur entendait par « nervure médiane » la ligne de crête des deux faces latérales de la feuille. Il décrit, la même année, la formation de la gaine en bourrelet, duquel émerge un limbe plein dès sa formation et affirme d'ores et déjà que « la gaine précède la lame » dès le plus jeune âge de la feuille d'*Iris*. Goebel, en 1883, notait de même l'existence d'une ébauche engainante et l'apparition d'un deuxième point végétatif dont proviendra le limbe. Ross (1893), Baillon (1894) et Deinega (1898) adoptent cette manière de voir.

En 1892, Duchartre n'est pas non plus favorable à l'idée de concrescence congénitale, émise par G. Balicka-Iwanowska et Chodat la même année : « la conclusion générale qui me semble découler des observations rapportées dans ce travail est qu'on doit abandonner la théorie... (selon laquelle) le limbe vertical de ces feuilles résulte du ploiement sur la ligne médiane d'un limbe horizontal ». Plus tard, Chodat, en 1920, revient sur son opinion de 1892 et admet que « l'on sait... depuis longtemps que le limbe de la feuille des Iris naît sur le dos de la gaine primordiale à la façon d'un appendice orienté transversalement par rapport à la gaine : le vrai sommet de la feuille est donc en C... le limbe paraît alors constitué par les deux moitiés repliées de la gaine ».

Une autre théorie a été proposée par Van Tieghem, mais elle n'a pas eu beaucoup d'adeptes. En effet, en 1891, bien qu'il fût l'un des défenseurs de l'existence de concrescence congénitale, notamment entre pièces florales, cet auteur reconnaît : « ailleurs, c'est au contraire le limbe qui avorte, pendant que les stipules ou la gaine, comme dans les Iridées (*Iris*), prennent un grand développement. » Pour Van Tieghem donc, les longues feuilles des Iris ne sont autre chose qu'un prolongement de la gaine foliaire et manquent absolument de « limbe », malgré toute leur manière d'être.

Depuis 1918, Arber s'est fait le champion de l'interprétation phyllodienne des feuilles de Monocotylédones. Elle considère le limbe apparent des Monocotylédones comme un phyllode de pétiole et éventuellement de pétiole et de gaine, en donnant de nombreux exemples de feuilles ensiformes (d'Iridacées) et semi-ensiformes (de Liliacées, d'Amaryllidacées, de Dioscoréacées et d'Hydrocharitacées).

Dans le cas des feuilles ensiformes, elle n'est pas favorable à la notion de concrescence congénitale et écrit, en 1921 : « the equitant leaf which characterizes the Irises... did not arise by congenital concrescence, but it best regarded as a petiolar phyllode » (p. 305) et plus loin : « the ontogeny thus yields no evidence at all for congenital concrescence. The same is true of the seedling structure ». Elle compare ainsi la feuille d'Iridées

au phyllode vertical d'*Acacia* dont elle diffère par la possession d'une « sheathing-base ». Ce qui entraîne la non existence de la « lame » : « the leaf of the Iridaceae has no true lamina, but represents, in every case, either a petiole and leaf base, or a leaf-base alone » (p. 302). Arber a étendu cette théorie aux feuilles de Monocotylédones à extrémité cylindrique et considère ces « leaf-tips » comme un vestige de pétiole constituant un court apex cylindrique, le reste de la feuille étant formé presque exclusivement de la gaine, équivalent de la « leaf-base ».

L'état du problème a été renouvelé, plus récemment, à la suite des travaux de Troll (1932) sur les feuilles peltées, idées reprises par l'école de Baum et de Leinfellner depuis 1949.

En ce qui concerne les feuilles ou phyllomes végétatifs, Troll considère que « la diplophyllie et la peltation sont étroitement liées » et que « la peltation s'accompagne comme la diplophyllie de l'unifacialité du pétiole ». Inversement, il admet que cette unifacialité correspond à un état « diplophylle-pelté », même lorsque rien ne le traduit en morphologie externe. Par ailleurs, il accorde une importance particulière à la « Querzone », méristème ventral d'origine épidermique, donnant selon lui naissance à la « stipule médiane » ou à la pointe terminale unifaciale en réunissant les deux marges de la gaine ou du limbe. Comme l'écrit Guédès (1967), adepte de cette théorie, « les marges poussent unies », ce qu'il qualifie de reploiement congénital (1965).

Cette opinion de Troll a fait l'objet en Allemagne d'une vive controverse, entre Troll et son élève Meyer d'une part, et Thielke et Roth, d'autre part. Pour ces dernières, il n'existe aucun reploiement, même congénital, car l'ontogénie n'en montre aucune trace et il convient de suivre l'opinion de Goebel, et donc celle de Trécul, en l'étendant et en la complétant.

Par ailleurs, de nombreuses feuilles de Monocotylédones ont un « limbe » terminé par un capuchon ou apex massif, quelquefois de longueur considérable, mais quelquefois aussi si court qu'il échappe à l'attention générale. Divers auteurs ont étudié la valeur biologique de ces « leaf-tips » pour emprunter le terme d'Arber (1920) en liaison avec les « drip-tips » (Junger J. R., 1891), l'expulsion d'eau (Volkens, 1883), ou la protection des bourgeons (Goebel K., 1901 et 1905).

Velenovsky (1907) a fait remarquer que cette forme d'apex est fréquente chez les Monocotylédones mais très rare chez les Dicotylédones et qu'elle est associée de manière caractéristique à un type « simple » de feuille, c'est-à-dire non différenciée en « gaine » et « limbe » et sans ligule. Il n'explique pas ces faits.

Roth, en 1949, établit un parallélisme entre *Sansevieria ceylanica* et *S. cylindrica* par comparaison avec *Allium porrum* et *A. cepa* : « Die Primordien von *S. ceylanica* und *S. cylindrica* sind wiederum wie die von *Allium porrum* und *cepa* völlig gleichgestaltet, nur in der Verteilung der weiteren Wachstums zonen unterscheiden sie sich und verhalten sich hierin zueinander wie *porrum* zu *cepa*. Interessant ist, dass auch die Niederblätter der beiden Arten gleichgestaltet sind, und zwar nicht wie bei *Allium* in der Hauptsache dem übergipfelnden sondern — wie im Falle von *Iris* — dem scheidigen Teile der *S. cylindrica* entsprechen, also einfache Kaputzenblätter mit einer übergipfelnden Vorläuferspitzen darstellen » (p. 326).

Pour Troll (1955), enfin, le sommet cylindrique de *Sansevieria* correspond au « Vorläuferspitze » des « Blätter mit unifazialen Vorläuferspitze », mais il ne donne pas d'autres indications sur le développement de la feuille.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nous avons eu à notre disposition du matériel frais et du matériel d'herbier.

Le premier provient en majorité du Jardin des Plantes de Paris ; d'autres plantes furent cultivées au laboratoire, à partir de bulbes.

Le second provient de l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Liste d'échantillons frais

Iris germanica L., *I. pabularia* Naud., *I. setosa* Pall., *I. carbossania* Maly, *I. spuria* L., *I. chamaeiris* Bertol., *I. ochroleuca* L., *I. acoroides* Spach, *I. pallida* Lam., *I.* sp. (variétés horticoles *Aymaras* et *Tam-tam*) ; *Gladiolus* sp., *Allium cepa* L., *A. cernuum* Roth., *A. obliquum* L., *A. nutans* L., *A. odorum* L., *A. decipiens* Fisch., *A. montanum* Schmidt, *A. paniculatum* L., *A. porrum* L., *A. ampeloprasum* L., *Juncus obtusiflorus* Ehrh., *Hyacinthus romanus* L., *H. orientalis* L., *H. azurea* Chouard, *Sanseverinia* sp., *Crocus nudiflorus* (Sm.) Engl., *C. aureus* Sibth., *C. olivieri* J. Gay.

Liste d'échantillons d'herbier

Xyris decipiens N. E. Brown, *X. anceps* Lam., *X. imitatrix* Malme, *Anarthria laevis* R. Br., *Tetroncium magellanicum* Willd., *Conostylis petrophiloides* F. Muell., *Cladium flexuosum* Clarke, *Dianella intermedia* Endl., *D. revoluta* R. Brown, *D. ensifolia* (L.) Dc.

Les échantillons frais furent fixés directement au F.A.A., puis conservés dans l'alcool à 50°. Ceux d'herbier furent regonflés de deux façons, soit dans l'eau chaude dans laquelle nous avons ajouté 1 % de soude caustique, soit par la méthode de restauration indiquée par Venning ; celle-ci consiste à tremper les échantillons dans de l'eau à 60° C (c'est-à-dire à l'étuve) pendant quatre heures (la durée indiquée par l'auteur va de 8 à 10 heures, ce qui nous a paru trop long) ; on les laisse ensuite tremper toute une nuit dans NH_4OH dilué au 1/20 à 60° C dans une fiole bouchée ; le matériel ainsi traité sera bien gonflé et aura repris sa forme ; on le rince enfin à l'eau courante pendant quatre heures jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'ammoniaque. Une fixation ultérieure au F.A.A., comme s'il s'agissait d'échantillons frais, peut faciliter les colorations qui suivront.

La méthode classique de déshydratation est celle pour laquelle l'échantillon, déjà de taille suffisante, est immergé dans des bains d'alcool éthylique de concentration croissante,

jusqu'à l'alcool absolu. Mais elle n'est pas toujours suffisante pour les très jeunes feuilles imbriquées autour de l'apex végétatif. Pour éviter la contraction de ces organes, la méthode choisie fut celle de la déshydratation par le mélange alcool butylique tertiaire-alcool éthylique-eau distillée.

Les échantillons furent ensuite inclus dans la paraffine pure, puis coupés au microtome à 4 à 5 μ.

Les coupes sériées furent colorées soit par la fuchsine basique-vert-lumière, soit par la quintuple coloration de Johansen.

Les coupes à la main ont été colorées par la méthode classique au carmino-vert.

Pour localiser les zones méristématiques sur les très jeunes feuilles, nous avons utilisé la coloration de Feulgen.

LES FEUILLES ENSIFORMES

I. ÉTUDE DU GENRE *IRIS*

1. *Iris varbossania* Maly

L'Iris forme d'abord les feuilles « réduites à la gaine » constituant les écailles externes, puis les feuilles ensiformes proprement dites. Les premières sont caractérisées par le grand développement de la « gaine » et, contrairement à ce que certains ont pensé (« feuilles-gaines sans limbe », DUCHARTRE, p. 7), elles possèdent un « limbe » très réduit, bien visible sous la loupe binoculaire. Leur processus de formation est le même que celui des feuilles ensiformes proprement dites, dans leurs premiers stades de développement.

Voici comment se montrent à leur naissance de telles feuilles. Un léger bourrelet, circulaire, à peu près également élevé de tous les côtés, se forme d'abord, en embrassant l'axe végétatif. Très tôt, un point situé sur la face dorsale du bourrelet se relève, formant un corps plein et entier s'élevant de bas en haut. La partie ainsi constituée forme la « lame » ensiforme tandis que la partie inférieure forme la « gaine ». Une telle feuille F_1 avec ses deux parties bien distinctes n'atteint pas plus de 1 mm de longueur totale. Par l'ouverture de la « gaine » apparaît déjà en partie la feuille suivante, F_2. De même, la feuille F_2 (fig. 1) recouvre à son tour la feuille F_3 à l'état de simple bourrelet. Une feuille de longueur totale supérieure à 1 mm voit son « limbe » très oblique, terminé par une pointe qui se recourbe légèrement du côté adaxial. Une feuille de 2 mm à 2 cm a son « limbe » plus redressé que celui de la précédente. Une feuille supérieure à 2 cm a son « limbe » entièrement ensiforme, tandis que sa « gaine » reste encore très courte. Dans les stades ultérieurs, le « limbe » et la « gaine » se développent chacun de son côté, jusqu'à ce que la feuille soit parvenue à l'état adulte, la croissance de l'un et de l'autre se fait par croissance basipète, selon la nomenclature de TRÉCUL (1853).

Mesures prises, au cours de la dissection, de l'apex végétatif vers l'extérieur.

Nº d'ordre de la feuille	Longueur totale de la feuille (en mm)	Longueur de la gaine (en mm)	Longueur du limbe (en mm)
1	0,25	± 0,20	± 0,05
2	1	0,3	0,6
3	3	1	2
4	10	3	7
5	25	8	17
6	52	23	19
7	92	60	32
8	140	95	45
9	220	105	115

Ces résultats montrent que la « gaine » non seulement apparaît bien la première, mais qu'elle a déjà subi un certain développement quand le « limbe » commence à se former sur sa face dorsale (cas de la feuille 1), alors que, dans l'élongation ultérieure de ces organes, l'ordre inverse est respecté.

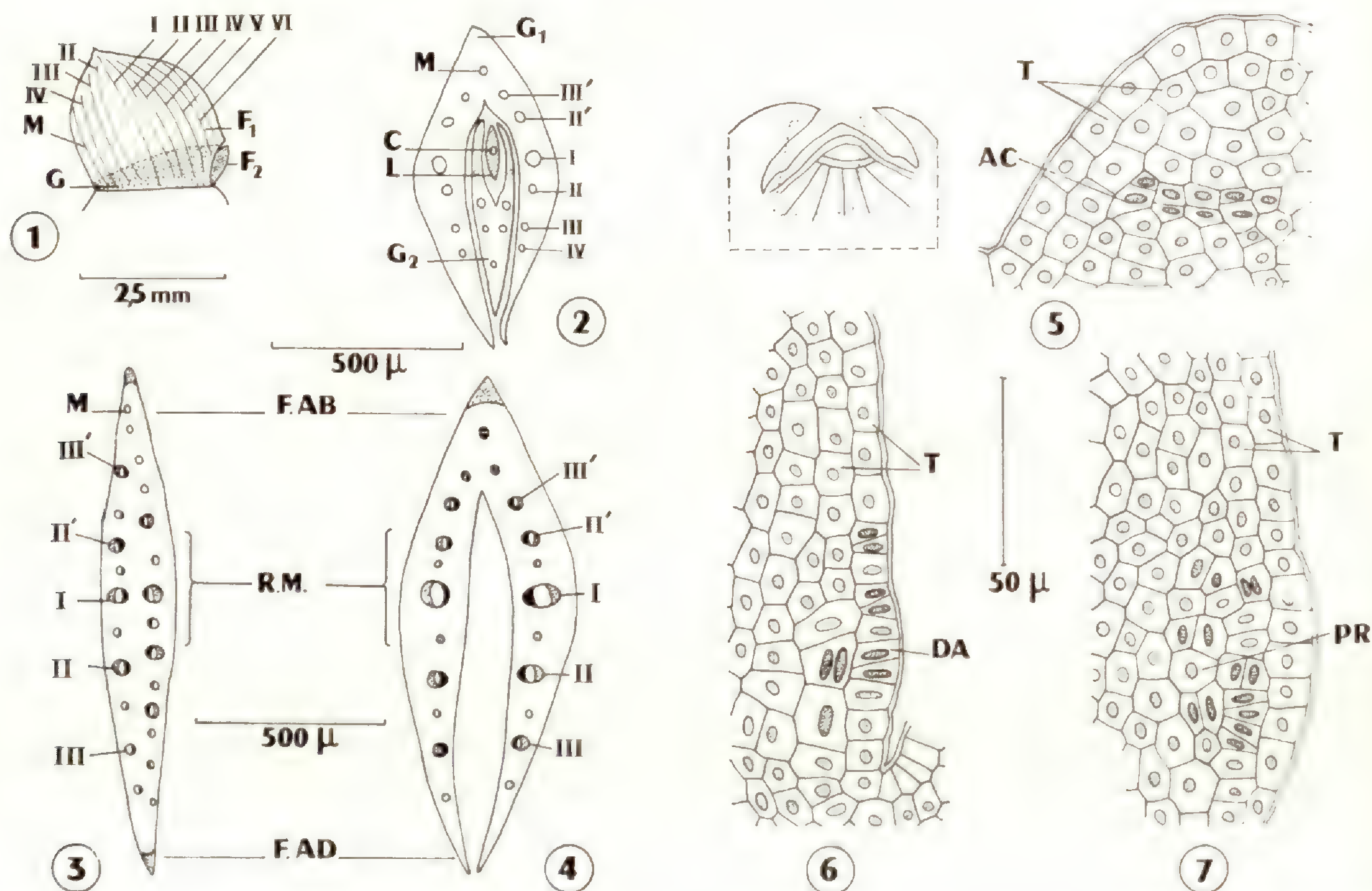


Fig. 1-7. — *Iris varbossania* Maly : 1, disposition des jeunes feuilles montrant l'ordre d'apparition des nervures ; 2, coupe transversale d'un apex végétatif ; 3, coupe transversale d'un « limbe » ; 4, coupe transversale d'une gaine. (C : apex caulinaire ; F.AB, face abaxiale ; F.AD, face adaxiale ; F_1 et F_2, deux feuilles successives ; G_1 et G_2, gaines de deux feuilles successives ; L, limbe foliaire ; M, faisceau médian ; R.M., région médiane ; les chiffres romains indiquent l'ordre d'apparition des faisceaux) ; 5, coupe sagittale de l'apex caulinaire ; 6, initiation d'une feuille ; 7, développement d'un primordium foliaire. (AC, assise cambiforme ; DA, divisions anticlines ; PR, primordium foliaire ; T, tunica.)

L'observation directe, par transparence, des faisceaux pendant la croissance du « limbe » montre que les faisceaux, parallèles les uns aux autres, apparaissent en ordre centrifuge (fig. 1), comme Trécul (1880) l'avait remarqué sur *Iris germanica*. D'abord se forment les deux faisceaux I situés au milieu de chaque face latérale. C'est seulement plus tard que les autres sont visibles. Comme dans les stades ultérieurs, la croissance la plus forte de la feuille a lieu dans la région médiane du limbe ; il en résulte que c'est dans cette direction que se trouvent les deux plus gros faisceaux vasculaires (fig. 2).

Outre ces faisceaux principaux, il existe des faisceaux longitudinaux d'ordre 2 commençant dans la région moyenne du limbe. Ces faisceaux, libres par les deux extrémités, issus de points nodaux, se raccordent aux faisceaux voisins par leur extrémité supérieure.

Il existe également des faisceaux tertiaires, quaternaires, et ainsi de suite suivant leur ordre d'apparition. Ces faisceaux se rangent successivement à droite et à gauche des faisceaux d'ordre 1 de chaque face, de sorte que leur taille diminue des faisceaux I vers les bords postérieur et antérieur de la feuille. Par conséquent, le faisceau abaxial (M) n'acquiert la taille des faisceaux primaires (I) que beaucoup plus tard (ou même jamais).

Une série de coupes transversales faites à 5 µ montre :

— Au niveau du sommet du « limbe », un gros faisceau central (fig. 2, C), qui ne serait que les deux faisceaux I confondus en un seul par suite de l'étroitesse de la largeur du « limbe ».

— Dans la région moyenne du « limbe », les faisceaux se montrent en deux rangées indépendantes l'une de l'autre, ne correspondant pas sauf dans la région médiane, la plus large du « limbe » (fig. 3). Les faisceaux sont disposés alternativement en gros et petit sur chaque rangée, et dans tous les cas ils sont orientés normalement avec le pôle libérien dirigé vers l'extérieur et le pôle ligneux vers l'intérieur. Ici, également, le faisceau abaxial (M) est petit et les faisceaux primaires (I) plus gros.

— Au niveau de la « gaine » (fig. 4), la disposition des faisceaux est la même que dans le « limbe ». Il n'existe dans chaque face de la « gaine » qu'une seule rangée de faisceaux, les plus gros occupant toujours la région médiane de la « gaine ».

Les observations morphologiques et structurales seraient incomplètes sans une étude ontogénique. Celle-ci a été suivie sur une série de coupes sagittales faites à 5 µ.

L'*apex végétatif* a la forme d'un dôme au sommet arrondi (fig. 5) portant sur ses flancs les ébauches foliaires. On y reconnaît de l'extérieur vers l'intérieur : une tunica formée de deux assises de cellules, puis le corpus, constitué d'un massif cellulaire à grandes cellules, fortement vacuolées où les mitoses sont peu nombreuses mais suivent des plans variés. Une zone formée de deux assises de cellules allongées à allure cambiale (A C. fig. 5) semble délimiter le corpus en deux parties distinctes ; c'est l'assise cambiforme, au sens de Popham (1951), caractéristique des apex du « type *Opuntia* ».

Les ébauches foliaires s'initient dans l'assise interne de la tunica, c'est-à-dire dans l'assise sous-épidermique (fig. 6), et se distinguent nettement par les recloisonnements, aussi bien périclinaux qu'anticlinaux, qui affectent cette couche (fig. 7). Au niveau de l'assise externe, les divisions sont exclusivement anticlinales (fig. 6), servant ainsi à l'extension de l'épiderme de l'initium. Le primordium ne tarde pas à se développer par des divisions de tous ses tissus ; mais on remarque un véritable apex foliaire A_1 reconnaissable par des recloisonnements périclinaux sous-épidermiques intenses (fig. 8). Dans un stade suivant, les cellules qui en résultent ont été affectées de cloisonnements anticlinaux, si bien qu'il se forme très vite un petit massif cellulaire. A partir de ce moment, toute activité mitotique s'arrête dans cette zone, bien qu'elle conserve un aspect méristématique pendant une assez longue période.

L'activité réduite de cet apex primaire A_1 conduit réellement à l'élaboration d'une ébauche qui se recourbe sur l'apex végétatif (fig. 9). Avec l'inhibition de l'apex A_1, cette ébauche cesse de croître. Ce n'est que plus tard, après qu'un nouvel apex aura fonctionné, que la partie basale de l'ébauche reprendra son élongation par l'activité d'un méristème intercalaire basal.

Au stade suivant, un nouvel apex foliaire A_2, générateur du « limbe » unifacial, apparaît sur un point dorsal de l'ébauche issue de l'activité de A_1. Cette apparition a lieu aux dépens de l'assise sous-épidermique (fig. 10). Les cellules de l'une des files ainsi formées sont affectées immédiatement de divisions anticlinales (fig. 11). Au stade suivant, des dédoublements cellulaires se produisent à nouveau ; puis des séries de cloisonnements dans les deux plans formeront un important massif cellulaire (fig. 12) et, finalement, la totalité du « limbe », grâce au fonctionnement prolongé de ce méristème. Il en est du moins ainsi pour les feuilles de type adulte. En ce qui concerne les « feuilles écailles » un arrêt de fonctionnement relativement précoce de ce méristème A_2 n'autorisera que la constitution d'un ensemble cellulaire de faible taille, le « limbe » réduit de ces feuilles.

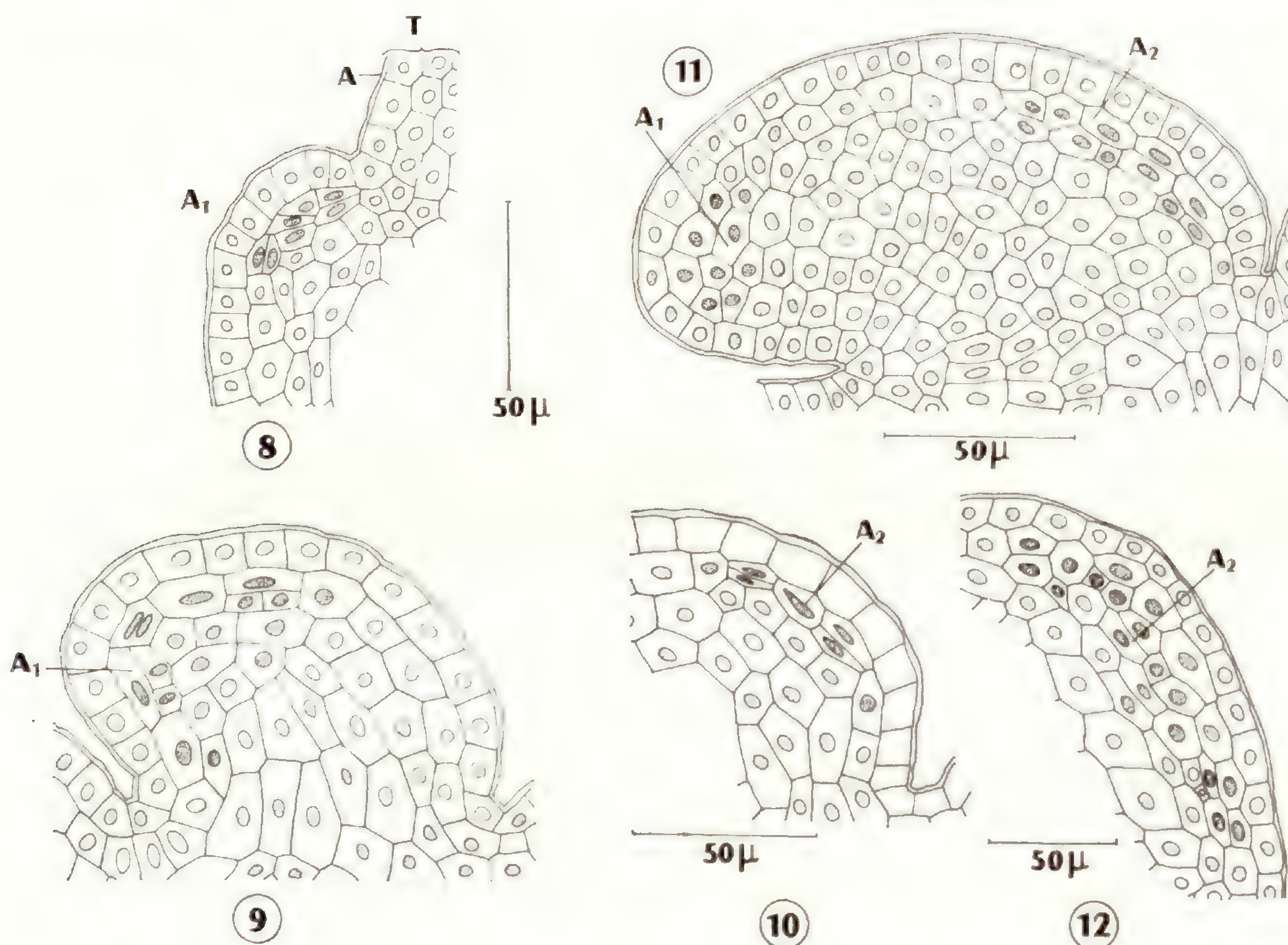


Fig. 8-12. — *Iris varbossania* Maly : 8 et 9, développement de l'ébauche foliaire. (A, apex caulinaire ; A_1, apex du primordium, puis de la jeune ébauche) ; 10, 11, 12, apparition et fonctionnement de l'apex dorsal de l'ébauche (A_1, apex du primordium ; A_2, apex dorsal qui édifiera la partie unifaciale de la feuille).

Enfin, vont apparaître des cloisonnements adaxiaux, à la limite du « limbe ensiforme » et de la « gaine » (fig. 13). On observe successivement :

— des dédoublements cellulaires, par recloisonnement périclinal dans l'assise sous-épidermique ; ces cellules se distinguent de leurs voisines par leur allure allongée et très méristématique (fig. 14) ;

— l'assise interne mise en place de cette façon se cloisonne anticlinalement (fig. 15), puis de nouvelles divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales se produisent dans cette zone jusqu'à la formation d'un massif cellulaire facilement reconnaissable, formant une légère saillie en morphologie externe (fig. 16) ;

— à partir de ce moment, les divisions s'arrêtent ; en effet, les grandes feuilles suivantes montrent le même massif cellulaire se distinguant des cellules environnantes par la disposition apparemment méristématique de ses cellules mais où les recloisonnements ont complètement cessé. Notons, par ailleurs, qu'au niveau de l'épiderme, nous n'avons observé aucune modification.

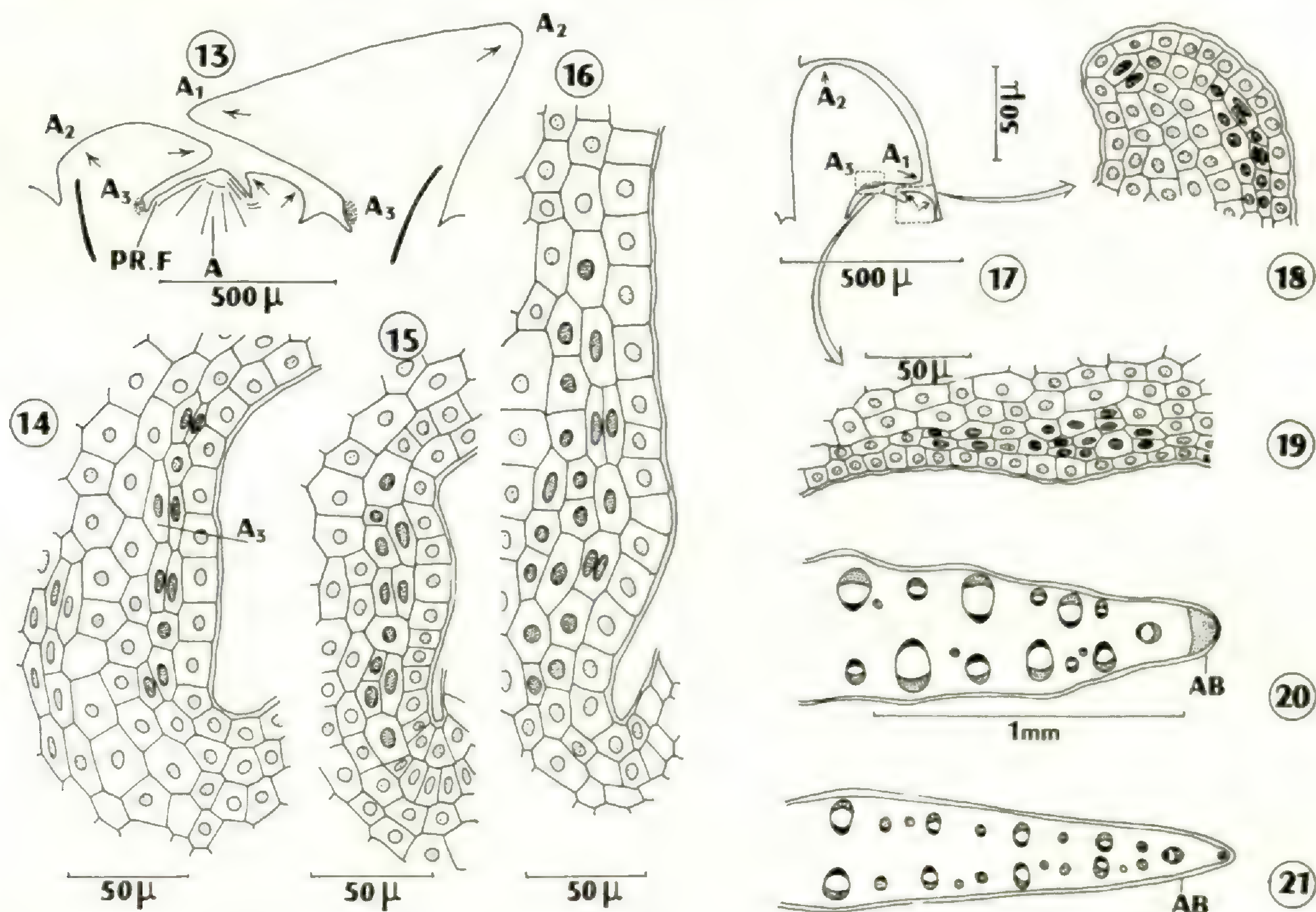


Fig. 13-16. — *Iris varbossania* Maly : 13, schéma d'une coupe sagittale d'un apex végétatif ayant édifié 4 feuilles ; 14, 15 et 16, initiation et développement de l'apex ventral foliaire A_3 (A_1, A_2 et A_3, les 3 apex foliaires ; les flèches indiquent, dans la figure 13, les directions de croissance).

Fig. 17-20. — *Iris spuria* L. : 17, schéma d'un apex végétatif en coupe sagittale ; 18, coupe sagittale d'un primordium ; 19, méristème ventral d'une ébauche foliaire, en coupe longitudinale ; 20, partie d'une coupe transversale d'un « limbe » âgé.

Fig. 21. — *Iris acoroides* Spach., partie d'une coupe transversale d'un « limbe » âgé. (AB, côté abaxial.)

Pour la commodité du langage, à ce stade de notre exposé, nous qualifierons de A_3 cet ensemble méristématique, nous réservant d'expliquer par la suite les raisons qui nous le font rapprocher de A_1 et A_2.

Une zone de croissance intercalaire va ensuite fonctionner dans la zone basale de l'ébauche ainsi constituée ; il en résultera la gaine.

2. Autres espèces d'Iris

Les autres espèces sur lesquelles ont porté nos observations sont les suivantes : *I. germanica* L., *I. pabularia* Naud., *I. setosa* Pall., *I. spuria* L., *I. chamaeiris* Bertol., *I. ochroleuca* L., *I. acoroides* Spach., *I. pallida* Lam., *I.* sp. : races horticoles *Tam-tam* et *Aymaras.*

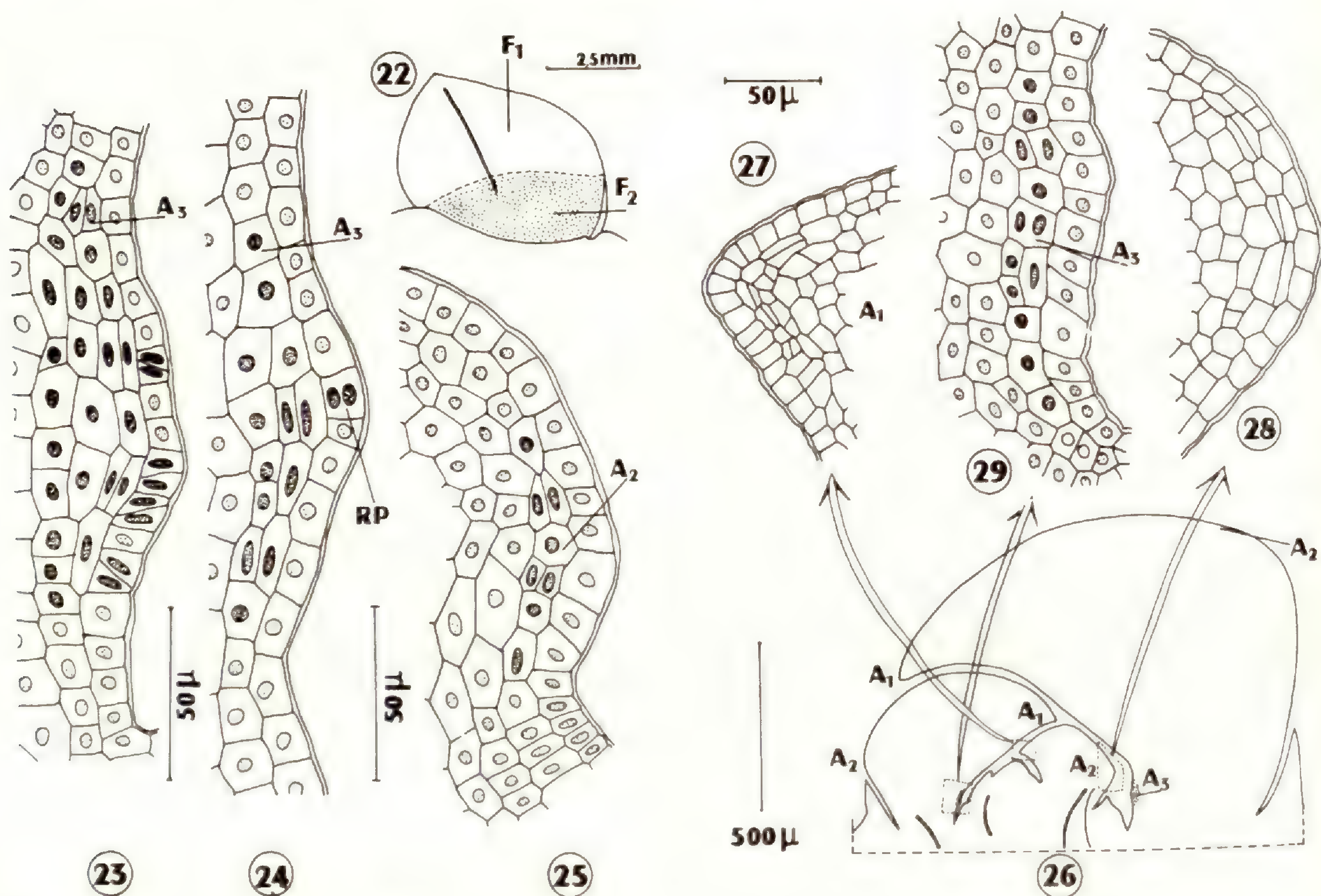


Fig. 22 et 23. — *Iris acoroides* Spach. : 22, aspect d'un apex végétatif montrant l'emboîtement des jeunes feuilles ; 23, apex ventral d'une feuille, en coupe sagittale (A_3, apex ventral ; F_1 et F_2, deux feuilles successives).

Fig. 24 et 25. — *Iris pabularia* Naud. : 24, apex ventral en coupe sagittale, d'une jeune feuille ; 25, détail de l'apex dorsal d'une ébauche foliaire (A_2, apex dorsal ; A_3, apex ventral ; RP, recloisonnement périclinal en cours).

Fig. 26-29. — *Gladiolus* sp. : 26, schéma de la coupe sagittale d'un apex végétatif ; 27, détail de l'apex du primordium foliaire ; 28, détail de l'apex dorsal du primordium foliaire ; 29, détail de l'apex ventral d'une ébauche foliaire (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Les feuilles se présentent de la même façon que celle d'*I. varbossania* Maly. Seul le « limbe ensiforme » d'*I. acoroides* Spach. possède dans son milieu une bande proéminente sur les deux faces. Elle fait particulièrement saillie sur les jeunes feuilles de 1 mm à 6 mm.

L'étude ontogénique a été suivie également sur des séries de coupes sagittales faites à 5 µ et a décelé l'existence de trois apex foliaires : A_1, A_2, A_3.

En ce qui concerne le méristème ventral A_3, nous avons relevé les variations suivantes :

— chez *I. spuria* L., la protubérance cellulaire se forme vers le milieu de la partie adaxiale de l'ébauche (fig. 17) ;

— chez *I. acoroides* Spach. (fig. 23), nous avons observé des divisions anticlinales sur quatre cellules de l'épiderme correspondant à la protubérance sous-épidermique. Ces cloisonnements restent à ce stade et ne se manifestent plus dans les stades ultérieurs, bien que le méristème A_3 fonctionne assez longuement pour former une protubérance notable ;

— chez *I. pabularia*, l'épiderme de la jeune feuille peut présenter quelques recloisonnements péricIinaux au-dessus du massif cellulaire correspondant à A_3 (fig. 24).

Les coupes transversales réalisées à 5 μ montrent :

— Au niveau du « limbe », deux rangées de faisceaux comme chez *I. carbossania* Maly. Dans la feuille d'*I. acoroides* Spach., les paires de faisceaux correspondants sont semblables, soit deux gros, soit deux petits, face à face (fig. 21). Chez *I. pabularia* Naud., dans la région supérieure du « limbe », les faisceaux alternent sur une seule rangée. Chez *I. spuria* L., chaque paire de faisceaux correspondant par leur pôle xylémien comporte un gros et un petit (fig. 20).

— Au niveau de la « gaine », une rangée de faisceaux dans chaque branche, les plus gros faisceaux occupant toujours la région médiane. Le fonctionnement assez long de A_1 donne une masse cellulaire plus importante que chez *Iris carbossania* et, par la suite, la protubérance issue de A_3 est apparemment en position plus proximale.

— La face abaxiale est toujours occupée par un anneau de fibres sous-épidermiques aussi bien au niveau du « limbe » qu'au niveau de la « gaine ». Les fibres sont réduites à un petit amas chez *I. acoroides*, *I. setosa* Pall., *I. chamaeiris* Bertol., et *I. ochroleuca*. Dans la couche de parenchyme cortical, des petits faisceaux de fibres alternent souvent avec les faisceaux libéro-ligneux.

— Le mésophylle est caractérisé par l'absence de tissu palissadique. Chez *I. pabularia* Naud. cependant, les deux ou trois assises de parenchyme cortical sont allongées radialement sans toutefois acquérir l'allure de véritable tissu palissadique.

— L'épiderme est identique sur les deux faces de la feuille. Il est formé de cellules allongées et recouvert d'une cuticule mince, et porte des excroissances cutinisées, particulièrement fréquentes au-dessus des faisceaux fibro-vasculaires.

II. *GLADIOLUS* SP.

Morphologiquement, la feuille de *Gladiolus* sp. est semblable à celle de l'Iris, et notamment à celle d'*Iris acoroides* Spach., car son « limbe » ensiforme est muni d'une forte côte médiane.

L'étude ontogénique montre également des faits tout à fait comparables à ce que nous avons observé chez les Iris (fig. 26). Après un premier stade où le primordium est construit essentiellement par l'action d'un apex primaire A_1, il apparaît, sur la face abaxiale du primordium, des recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique. Il se forme ainsi un méristème A_2, dérivant de recloisonnements répétés, anticlinaux et périclinaux,

et qui édifiera la totalité du « limbe » ensiforme (fig. 28). A la face adaxiale enfin, vers la base de l'ébauche, quelques divisions surtout périclinales forment un petit méristème A_3 (fig. 29).

Une coupe d'inflorescence (fig. 30) montre des préfeuilles d'inflorescence et une série de bractées florales entourant les fleurs. L'observation des jeunes bractées révèle un processus de développement homologue de celui des jeunes feuilles végétatives. En effet, un

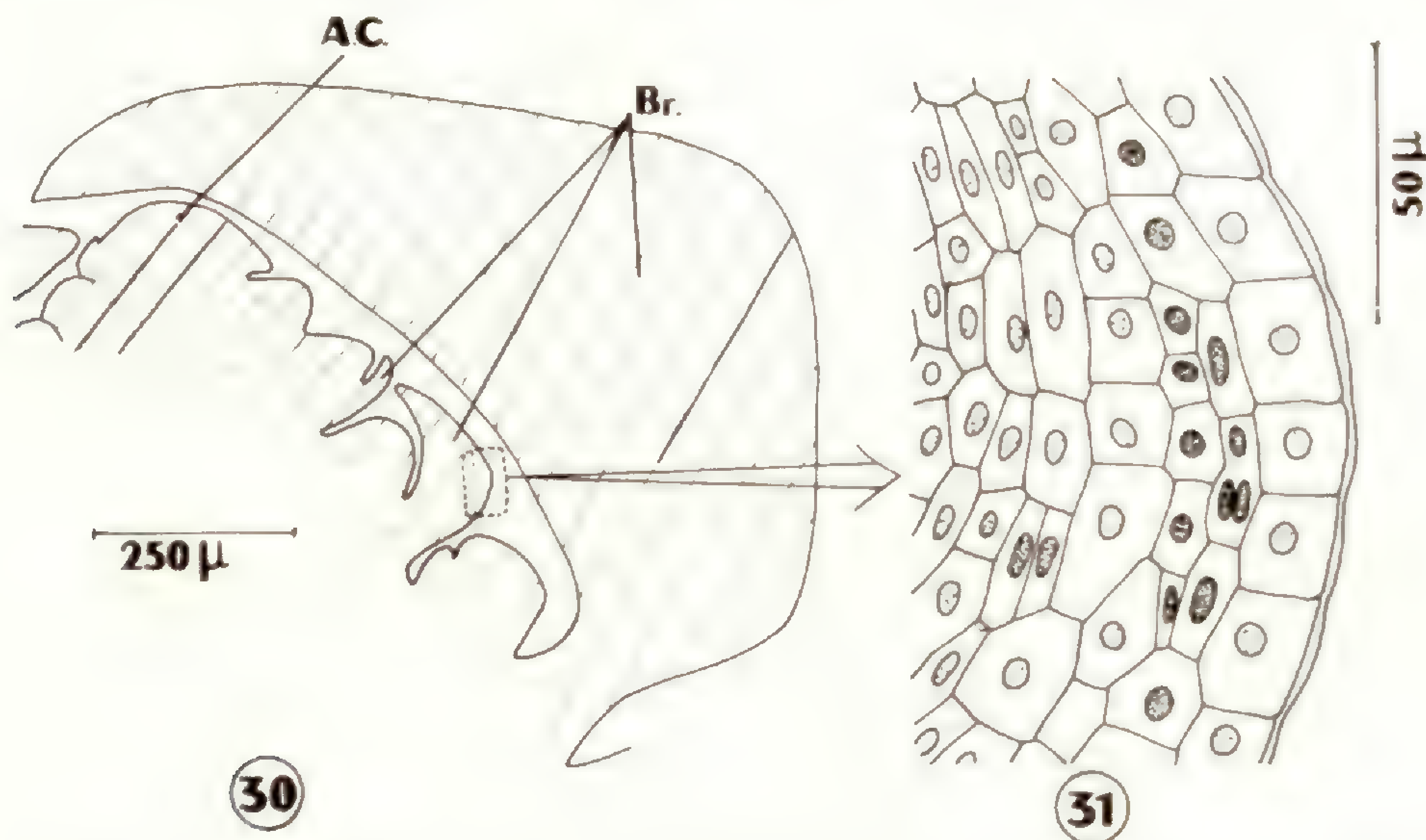


Fig. 30 et 31. — *Gladiolus* sp. : 30, coupe sagittale d'une inflorescence embryonnaire ; 31, apex abaxial d'une bractée de cette inflorescence (A.C., apex caulinaire ; Br., bractée).

deuxième apex prend naissance sur le côté abaxial du primordium de la bractée par recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique (fig. 31). Mais l'activité de celui-ci s'arrête très tôt au cours du développement de la bractée, si bien qu'à l'état adulte les bractées florales ne sont pas ensiformes. Ce qui permet de conclure que la durée et l'intensité de fonctionnement de l'apex dorsal A_2 varie d'une feuille à l'autre. Un fonctionnement durable dans le domaine végétatif conduit à l'élaboration d'une feuille à « limbe » ensiforme ; un fonctionnement discret au niveau inflorescentiel conduit à une bractée apparemment non ensiforme, encore que pourvue d'une protubérance dorsale plus ou moins marquée.

III. *CLADIUM FLEXUOSUM* CLARKE

Les Cypéracées comptent quelques espèces à feuilles ensiformes, notamment dans les sous-genres *Machaerina*, *Vincentia* et *Baumea* du genre *Cladium*. Citons également des *Lepidosperma*, *L. tuberculatum* Nees, *L. exaltatum* R. Br. et *L. squamatum* Benth., et *Chrysitrix capensis* L. Chermezon, en 1929, en a fait une description anatomique, d'après des coupes transversales de feuilles adultes. Une description rapide en a été donnée plus récemment par Metcalfe et Gregory (1964), mais aucune étude ontogénique ne semble en avoir été faite.

Dans ce but, nous avons étudié *Cladium flexuosum* Clarke, provenant de la région de Diego-Suarez à Analamera (Madagascar).

La très jeune feuille apparaît sous forme d'un bourrelet embrassant plus ou moins le sommet de l'apex végétatif, ce que nous avions déjà rencontré chez *Iris* et *Gladiolus*. Cette ébauche foliaire s'est développée par recloisonnement périclinal de l'assise sous-épidermique, surtout du côté adaxial, d'un apex primaire qui cesse bientôt de croître.

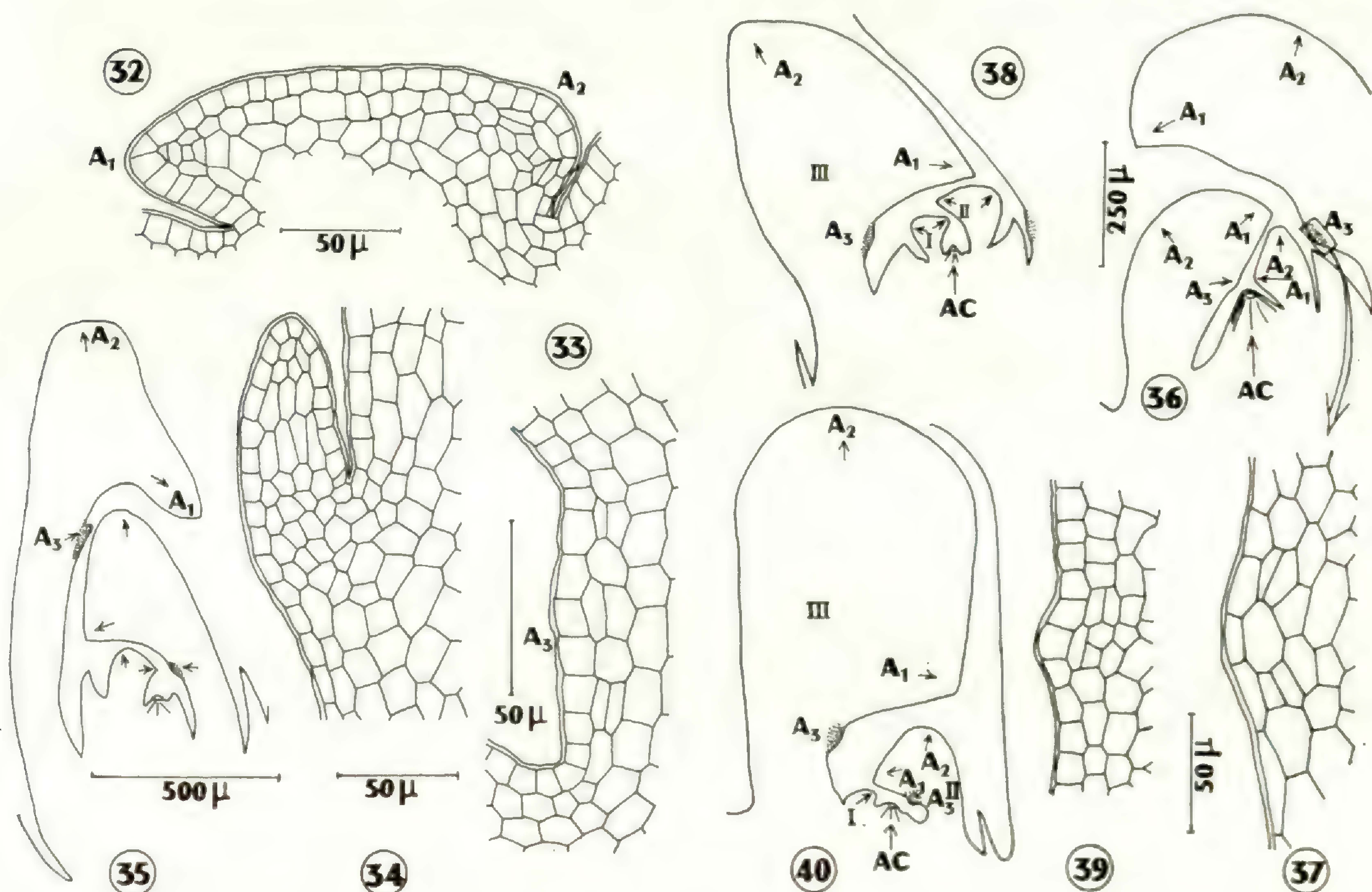


Fig. 32 et 33. — *Cladium flexuosum* Clarke : 32, coupe sagittale d'une jeune ébauche foliaire ; 33, détail de l'apex ventral d'une jeune feuille.

Fig. 34. — *Xyris decipiens* Brown : coupe sagittale de la ligule ventrale d'une feuille adulte.

Fig. 35. — *Xyris anceps* Lam. : coupe sagittale d'un apex végétatif (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Fig. 36 et 37. — *Anarthria laevis* R. Br. : 36, coupe sagittale d'un apex végétatif ; 37, différenciation de l'apex ventral A_3.

Fig. 38 et 39. — *Conostylis petrophiloides* F. Muell. : 38, coupe sagittale d'un apex végétatif, 39, initiation de l'apex ventral.

Fig. 40. — *Tetroncium magellanicum* Willd. : coupe sagittale de l'apex végétatif (AC, apex caulinaire ; A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Un deuxième méristème prend alors naissance sur la face dorsale de l'ébauche engainante précédemment constituée. Il s'agit comme chez *Iris* et *Gladiolus*, d'un méristème A_2 qui, par son activité mitotique, assurera l'initiation et la croissance du futur « limbe » ensiforme (fig. 32). Il se forme également à partir de l'assise sous-épidermique.

Dans les stades ultérieurs la gaine reprend son développement grâce à l'activité d'un méristème intercalaire situé à la base de l'ébauche. Donc, ici encore, c'est bien la « gaine » et le rudiment de limbe qui apparaissent les premiers et la lame ensiforme ne vient qu'après, et ce n'est que lorsque l'apex dorsal aura fonctionné que la partie basale de l'ébauche se remettra en activité.

Sur une feuille à un stade plus avancé, une protubérance apparaît sur la face antérieure de la jeune feuille. Il ne peut s'agir que d'un méristème ventral A_3, homologue de celui que nous avons observé dans *Iris* et *Gladiolus*. Cet apex n'apparaît qu'à partir de la troisième feuille et se traduit par des recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique (fig. 33). Dans les stades ultérieurs, des séries de divisions aussi bien anticlinales que périclinales affectent les cellules formées précédemment et aboutissent à un massif cellulaire. Bien que les divisions s'arrêtent dans les feuilles adultes, le méristème ventral se traduit par l'existence d'un massif cellulaire à allure particulière, les cellules qui le forment conservant un rapport nucléoprotoplasmique élevé.

Cladium flexuosum Clarke forme également une série de « feuilles-gaines » avant de produire les véritables feuilles ensiformes. Ces « feuilles-gaines » sont toutes pourvues d'un rudiment de « limbe » dont la longueur augmente au fur et à mesure qu'elles se rapprochent des feuilles ensiformes. Ceci se traduit ontogéniquement par le fonctionnement très discret de l'apex dorsal A_2 dans les feuilles de type juvénile.

IV. *XYRIS*

Le genre *Xyris* renferme de nombreuses espèces. Celles que nous avons étudiées ont des feuilles rangées distiquement à base engainante et à « limbe » morphologiquement ensiforme, rappelant celles de nombreuses espèces d'*Iris*.

1. *Xyris decipiens* N.E. Br.

Comme dans les cas précédents, on y rencontre, à la base de la tige, une série d'écailles ou « feuilles-gaines », caractérisées par le grand développement de la « gaine » et par le peu de développement du « limbe » ensiforme proprement dit. Ce dernier peut atteindre une longueur notable.

Le côté antérieur de la « gaine » ouverte est bordé d'une membrane transparente très mince, non vascularisée, continuant une excroissance ligulaire un peu en dessous du sommet de la « gaine ». Les écailles sont également munies de ligules moins développées.

Ontogéniquement, une coupe sagittale montre un apex végétatif saillant portant sur ses flancs les très jeunes feuilles avec leur « gaine ». Successivement des centres de croissance apparaissent.

— Un apex A_1, d'une origine sous-épidermique dont les divisions successives aboutissent à la construction de l'ébauche foliaire ; il arrête très tôt son activité.

— Puis, un deuxième centre de croissance prend naissance sur la face dorsale de l'ébauche engainante, par recloisonnement périclinal. Son activité ultérieure assure la croissance de la « lame ensiforme » unifaciale. Il a une activité très limitée dans les pre-

mières feuilles formées ou « feuilles-gaines » ; l'élongation de la « gaine » reprendra plus tard avec l'activité du méristème intercalaire basal, alors que sa surface interne se couvrira de longs poils.

— Un troisième méristème apparaît sur la face antérieure de la feuille, un peu en dessous du sommet de la « gaine ». Il a aussi une origine sous-épidermique. Les premières divisions aboutissent à la formation d'un massif cellulaire exclusivement sous-épidermique. Puis dans les stades ultérieurs, des divisions de l'épiderme accompagnent l'extension du tissu ligulaire qui se traduit alors morphologiquement par une excroissance membraneuse, la ligule (fig. 34).

2. Autres espèces de *Xyris*

L'ontogénie de la feuille des *Xyris anceps* Lam. et *Xyris imitatrix* Malme est semblable à celle de *Xyris decipiens*. La première espèce ne possède pas de poils sur la surface interne de la gaine, la deuxième en est pourvue, ainsi que sur les bords du « limbe ».

Xyris imitatrix Malme ne possède pas de ligule apparente et son méristème ventral A_3 se développe simplement en un massif cellulaire sous-épidermique, alors que chez *Xyris anceps* Lam., l'activité de l'apex ventral A_3 aboutit à la formation d'une ligule aussi développée que celle de *X. decipiens* (fig. 35).

V. *ANARTHRIA LAEVIS* R. BR.

Dans la famille des Restionacées, la tribu des Anarthrieae constitue une exception notable par ses anthères bithèques et par la présence de feuilles rappelant celles de l'Iris. Dans le genre *Anarthria*, elles peuvent être soit ensiformes, soit radiales, en empruntant la nomenclature d'ARBER, alors que dans *Lyginia* le « limbe » reste très peu développé. Cet auteur a établi une analogie anatomique entre « limbe » ensiforme d'*Anarthria scabra* R. Br. et phyllode d'*Acacia* vus en coupe transversale.

Une coupe sagittale montre autour de l'apex caulinaire en dôme (fig. 36) de très jeunes feuilles avec les mêmes directions de croissance que celles observées dans les cas précédents. Ces trois apex apparaissent toujours suivant le même ordre chronologique : d'abord A_1 destiné à la formation de l'ébauche, ensuite dorsalement A_2, à l'origine du « limbe » ensiforme, enfin, ventralement, A_3. Ils ont tous une origine sous-épidermique et sont initiés par des recloisonnements périclinaux.

En ce qui concerne l'apex ventral A_3, les premiers stades consistent en un développement d'un massif cellulaire sous-épidermique (fig. 37) comme chez l'Iris, et dans les stades ultérieurs, nous assistons à une prolifération épidermique correspondant à un soulèvement ligulaire. Il est à remarquer cependant que la ligule d'*Anarthria laevis* R. Br. est beaucoup moins marquée en morphologie externe que celle de *Xyris decipiens* ; elle ne mesure que 0,5 mm de hauteur.

VI. *CONOSTYLIS PETROPHILOIDES* F. MUELL.
(Haemodoracées)

Cette espèce est caractérisée par la présence de feuilles ensiformes à « gaine » ouverte sur la plus grande partie et fermée à la base. Les marges antérieures de la gaine sont bordées d'une membrane transparente, ne se prolongeant apparemment pas en excroissance ligulaire à la base du « limbe ».

Le développement ontogénique des jeunes feuilles est semblable à celui des feuilles ensiformes déjà étudiées, à savoir l'existence de trois apex foliaires, bien visibles en coupe sagittale (fig. 38). Le méristème A_3 provient, comme dans les cas précédents, de recloisonnements tardifs de l'assise sous-épidermique dans une zone médiane adaxiale de l'ébauche (fig. 39).

VII. *TETRONCIUM MAGELLANICUM* WILLD.
(Juncaginacées)

Les feuilles ont une disposition distique. Le sommet du « limbe » ensiforme des feuilles adultes est terminé par une partie très effilée se développant secondairement au cours de l'ontogénie, car les feuilles jeunes en sont dépourvues.

La feuille est munie d'une bande proéminente dans le milieu de ses deux faces, rappelant la côte médiane de *Gladiolus* sp.

Elle se développe grâce au fonctionnement de trois méristèmes : A_1, A_2, A_3, comme dans les cas précédents (fig. 40).

L'apex ventral n'apparaît qu'à partir de la deuxième feuille, se traduisant par un petit massif cellulaire sous-épidermique.

VIII. *DIANELLA* SP.

La feuille de *Dianella* est caractérisée par un limbe étalé muni d'une nervure médiane, dorsoventral à base unifaciale et à région distale bifaciale. Elle porte à sa base une « gaine » ouverte ou fermée sur une très faible longueur.

1. *Dianella intermedia* Endl.

Dianella forme d'abord une série de « feuilles-gaines » caractérisées par le grand développement de la « gaine » et terminées par un rudiment de « limbe », et dans un deuxième stade, des feuilles terminées par un « limbe » étalé.

L'étude ontogénique des premières feuilles, sur des séries de coupes sagittales, montre un apex végétatif très saillant entouré de feuilles successives ensiformes. En effet, le premier apex A_1 se forme sur le primordium indifférencié, par recloisonnement périclinal,

tandis que le deuxième, dorsal, se constitue sur l'ébauche engainante, également par recloisonnement périclinal. Les divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales des stades suivants assureront la croissance de la partie unifaciale de la feuille. Cette observation permet d'interpréter la structure morphologique des jeunes feuilles qui ne sont formées que par une « gaine » fermée sur une faible longueur à sa base ou une « gaine » ouverte, et un « limbe » unifacial, non terminé par une zone étalée dorsoventrale comme dans les feuilles adultes.

Le manque de matériel ne nous a pas permis de suivre l'évolution de la feuille de *Dianella*, dans des stades assez avancés, pour suivre la naissance de la partie étalée du « limbe » caractéristique des feuilles adultes. Néanmoins, ces quelques observations nous conduisent à considérer les jeunes feuilles de *Dianella*, comme des feuilles ensiformes. En effet, l'existence de l'apex primordial A_1 et de l'apex A_2, dorsalement et à l'origine de la lame unifaciale et, très certainement, de sa région distale bifaciale, est analogue à ce que nous avons vu dans toutes les autres feuilles ensiformes rencontrées jusqu'à présent.

Par ailleurs, la face adaxiale des jeunes feuilles montre la présence d'un méristème ventral A_3. En effet, en dessous du sommet de la « gaine », se distinguent nettement des recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique, comme dans les cas précédents. Les séries de divisions aussi bien anticlinales que périclinales qui l'affectent aboutissent à la formation d'un massif cellulaire. L'épiderme ne subit aucune division.

2. *Dianella ensifolia* (L.) D.C. et *Dianella revoluta* R. Brown

Des stades de développement identiques à ceux de l'espèce précédente montrent l'existence de trois apex A_1, A_2, A_3, apparaissant suivant cet ordre, avant l'étalement du « limbe » de la feuille adulte.

IX. CONCLUSIONS SUR LES FEUILLES ENSIFORMES

1. **Existence de deux catégories de feuilles**

Nous avons pu observer :

D'abord les « feuilles-gaines » caractérisées par le grand développement de la « gaine » et terminées par un « limbe » à peine indiqué.

Ensuite les véritables feuilles ensiformes reconnaissables au grand développement du « limbe ».

2. **Développement des feuilles ensiformes**

Les observations sous le binoculaire et les mesures prises au cours de la dissection montrent, d'une part, que c'est la « gaine » qui apparaît avant le « limbe » et, d'autre part, que la « gaine » ne s'étend en longueur que lorsque le « limbe » aura atteint une hauteur considérable.

3. **Existence de trois massifs méristématiques à l'origine de la feuille**

L'étude ontogénique nous montre que la « gaine » est constituée réellement de deux parties : une gaine normale mais peu développée et un limbe véritable qui restera presque complètement inhibé. Cet ensemble a été mis en place par l'activité très limitée dans le temps d'un apex primaire. Pendant l'arrêt de développement de celui-ci, un autre apex s'édifie sur un point dorsal de cette ébauche, à partir de recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique. L'activité continue de ce nouvel apex A_2 assurera la croissance du « limbe ensiforme » c'est-à-dire de la partie unifaciale de la feuille, qui apparaît ainsi comme juxtaposée au limbe véritable.

Entre temps, un méristème intercalaire basal déclenchera l'élongation de la « gaine ».

Nous avons noté, un peu en dessous du sommet de la « gaine », c'est-à-dire morphologiquement à la limite entre la gaine véritable et le limbe, une protubérance cellulaire caractérisable par des recloisonnements périclinaux sous-épidermiques. Cette formation ne se manifeste généralement pas ou peu à l'extérieur et n'a jamais retenu l'attention de nos prédécesseurs. Pour notre compte, tous les genres et toutes les espèces étudiés nous ont montré ce méristème A_3 sur leur face adaxiale. Quelques variations se sont révélées au niveau de l'épiderme qui, généralement, ne subit aucune modification. C'est ainsi que *Iris acoroides* Spach. subit des divisions anticlinales sur l'épiderme correspondant à ce massif cellulaire qui reste latent malgré tout, et que *I. pabularia* Naud. décèle un début de recloisonnement périclinal. Ces phénomènes ne sont plus, cependant, observables dans les stades suivants, si bien que cette formation reste réduite et purement sous-épidermique. Dans le genre *Xyris*, l'activité de l'apex A_3 gagne l'épiderme et entraîne une prolifération ligulaire, sur *Xyris decipiens* et *Xyris anceps* (cf. fig. 34). Bien entendu, quelle que soit l'importance des modifications de l'épiderme, il y a une complète homologie entre les formations édifiées par l'action de A_3.

LES FEUILLES CYLINDRIQUES

I. GENRE *ALLIUM*

1. *Allium cepa* L.

Après l'initiation foliaire, la jeune ébauche se développe rapidement, surtout dans la région médiane alors que ses marges commencent à s'étendre autour de l'apex d'où se différencie maintenant l'ébauche de la prochaine feuille. Cette dernière grandit à la même vitesse que la partie latérale de l'ébauche précédente poussant moins vite. Ainsi la base creuse et cylindrique de chaque feuille enveloppe la feuille la plus jeune et l'apex végétatif. A maturité, cette base cylindrique de la feuille constitue la « gaine » ou la plus grande partie de l'écaille du bulbe, tandis que le côté allongé sera le « limbe ». La forme angulaire des jeunes feuilles est déterminée par la structure enveloppante qui les moule. Pendant la différenciation en « gaine » et « lame », le diamètre de la région qui grandit augmente rapidement si bien que la base de la feuille nouvellement formée est rejetée de plus en plus loin du centre. Chez le bulbe, l'augmentation en épaisseur de la gaine aboutit à la formation des écailles charnues.

L'orifice de la « gaine » est entouré d'une membrane fine, non vascularisée, plus large sur la face antérieure. L'ensemble constitue la *ligule sensu lato*. La lame adossée à la face adaxiale de la base du « limbe » forme la *ligule sensu stricto*. Elle est visible à partir de la cinquième feuille sans qu'il existe de limite nette entre la « gaine » et la membrane antérieure de l'ensemble ligulaire. La ligule d'*A. cepa* constitue une excroissance secondaire, se formant tardivement par rapport au développement de la feuille.

Ontogéniquement, une coupe longitudinale médiane passant par l'apex végétatif montre que ce dernier est légèrement bombé, formant un dôme de 300 μ environ de diamètre. Il est constitué extérieurement de deux assises de cellules constituant la tunica. Les divisions de la première assise de la tunica sont destinées à la reconstitution de l'aire apicale entamée par l'initiation successive des feuilles. Sous la tunica, se trouve un massif cellulaire constitué par un petit nombre de grandes cellules resserrées, à gros noyau, ne contenant qu'un seul nucléole, faiblement colorables, d'allure peu méristématique. Le cytoplasme est assez dense et ne renferme que quelques vacuoles.

Sur les flancs de l'apex végétatif, l'assise interne de la tunica est formée de cellules très étirées, se cloisonnant par divisions périclinales et anticlinales. Cette zone donne naissance à l'initium foliaire. L'assise externe subit exclusivement des divisions anticlinales, origine de l'épiderme de l'ébauche. Dans les stades ultérieurs, une série de divisions entraînera la surrection du primordium foliaire.

Dans les premiers stades de développement de l'ébauche, une zone sous-épidermique du primordium, en regard de l'apex végétatif, se distingue par son dédoublement. Ce der-

nier gagne de proche en proche. L'une des assises ainsi formée sera aussitôt affectée de divisions anticlinales. Très tôt, ce sommet A_1 cesse de croître.

L'activité du méristème A_1 se manifeste donc pendant un temps très limité et s'arrête complètement. Ce phénomène fut déjà évoqué par Roth en 1949 : « Während nun die ursprüngliche Wachstumsspitze in ihrer Entwicklung etwas stehen bleibt » (p. 323), par Thielke (1947) et par Esau (1963) : « The original leaf apex early ceases growth » (p. 484).

Un second centre de croissance prend naissance sur le côté dorsal du primordium alors que le méristème A_1 cesse toute activité.

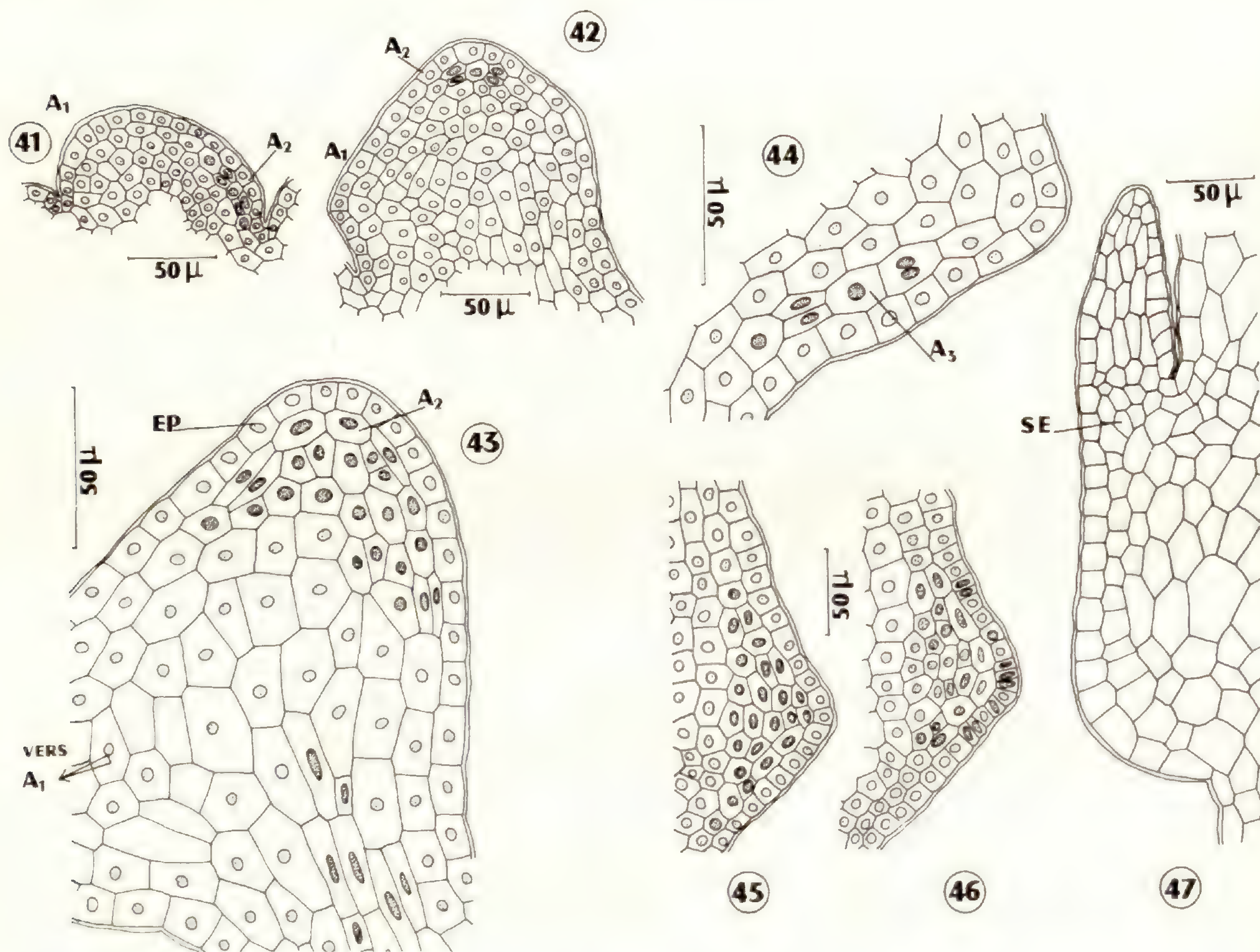


Fig. 41-47. — *Allium cepa* L. : 41, coupe sagittale d'un primordium foliaire ; 42, coupe sagittale d'une jeune ébauche foliaire ; 43, coupe sagittale partielle d'une ébauche foliaire (A_1, apex du primordium ; A_2, apex dorsal de l'ébauche ; EP, épiderme) ; 44, 45, 46 et 47, évolution en ligule de l'apex ventral A_3, depuis le primordium foliaire (fig. 44) jusqu'à la feuille adulte (SE, massif sous-épidermique).

Le processus de développement est le suivant : une cellule sous-épidermique de la zone dorsale du primordium s'allonge et se dédouble par cloisonnement périclinal (fig. 41). Ce phénomène se propage dans les cellules voisines sous-épidermiques. Une série de divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales assurera la croissance du « limbe » dans les stades

suivants (fig. 42). Il se constitue alors, au sommet de la jeune feuille, un massif cellulaire A_2, homologue de celui des feuilles ensiformes. Par ailleurs, le procambium vasculaire commence à se différencier à ce stade (fig. 43). Plus tard, la couche de cellules épidermiques subira des vagues de divisions anticlinales assurant l'extension de l'épiderme foliaire.

Le « limbe » à peine marqué des écailles est dû à l'arrêt précoce du fonctionnement de l'apex A_2.

Le troisième méristème prend naissance sur la face adaxiale de la très jeune feuille après que le sommet de croissance dorsal (A_2) a fonctionné depuis un long moment. Le processus de développement, suivi sur des coupes longitudinales médianes, est le suivant : sur le flanc ventral de l'ébauche, on observe un dédoublement cellulaire localisé de l'assise sous-épidermique, par recloisonnements périclinaux (fig. 44). La première assise ainsi formée est rapidement affectée de divisions anticlinales.

Dans un stade suivant, l'assise sous-épidermique subit des divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales et qui seront au fur et à mesure repoussées vers l'intérieur de la feuille, jusqu'à ce qu'il se forme un petit massif cellulaire (fig. 45). Les divisions qui étaient localisées dans la couche sous-épidermique gagnent l'assise épidermique correspondante (fig. 46) en des cloisonnements anticlinaux. Les cellules issues des divisions épidermiques prolifèrent sur la face adaxiale de la jeune feuille et constituent la ligule proprement dite (fig. 47), à la limite entre la « gaine » et le « limbe ».

2. *Allium porrum* L.

Les premiers stades de développement de la feuille d'*Allium porrum* concordent parfaitement avec ceux d'*A. cepa.*

Une série de coupes longitudinales médianes (fig. 48) montre, en effet, que la feuille croît par trois apex foliaires. Dans l'assise sous-épidermique de l'initium foliaire, une ou deux cellules se dédoublent par cloisonnement périclinal. Une division anticlinale suit rapidement, affectant l'une des files cellulaires nouvellement édifiées, puis d'autres édifiant un petit méristème A_3, fonctionnel pendant un temps relativement bref. Dans l'assise sous-épidermique de la face abaxiale de l'ébauche foliaire formée par l'apex précédent, se distinguent des divisions périclinales (fig. 49). Dans les stades suivants, une série de divisions dans les deux plans de cloisonnement aboutira à la formation d'un massif cellulaire sous-épidermique A_2 (fig. 50), constituant le sommet ensiforme de la feuille d'*Allium porrum.* Roth qualifie ce sommet de « Vorläuferspitze ».

Ici, l'activité du méristème dorsal cesse plus tôt que celle observée chez *Allium cepa* L. Un méristème intercalaire situé à la base de la très jeune feuille vient relayer ce méristème A_2 et ses divisions très actives contribuent à l'élongation rapide de la partie linéaire formant la majeure partie du « limbe » d'*Allium porrum.*

Enfin, ventralement, un troisième méristème apparaît. A la différence de celui d'*Allium cepa*, il apparaît à un niveau assez bas et il est toujours reconnaissable par ses recloisonnements périclinaux sous-épidermiques. Des divisions aussi bien anticlinales que périclinales aboutissent à la formation d'un massif cellulaire (fig. 51). L'activité du troisième méristème (A_3) s'étend jusqu'à l'assise épidermique correspondante. Celle-ci subit alors à son tour des divisions entraînant un soulèvement des tissus et la formation d'une ligule.

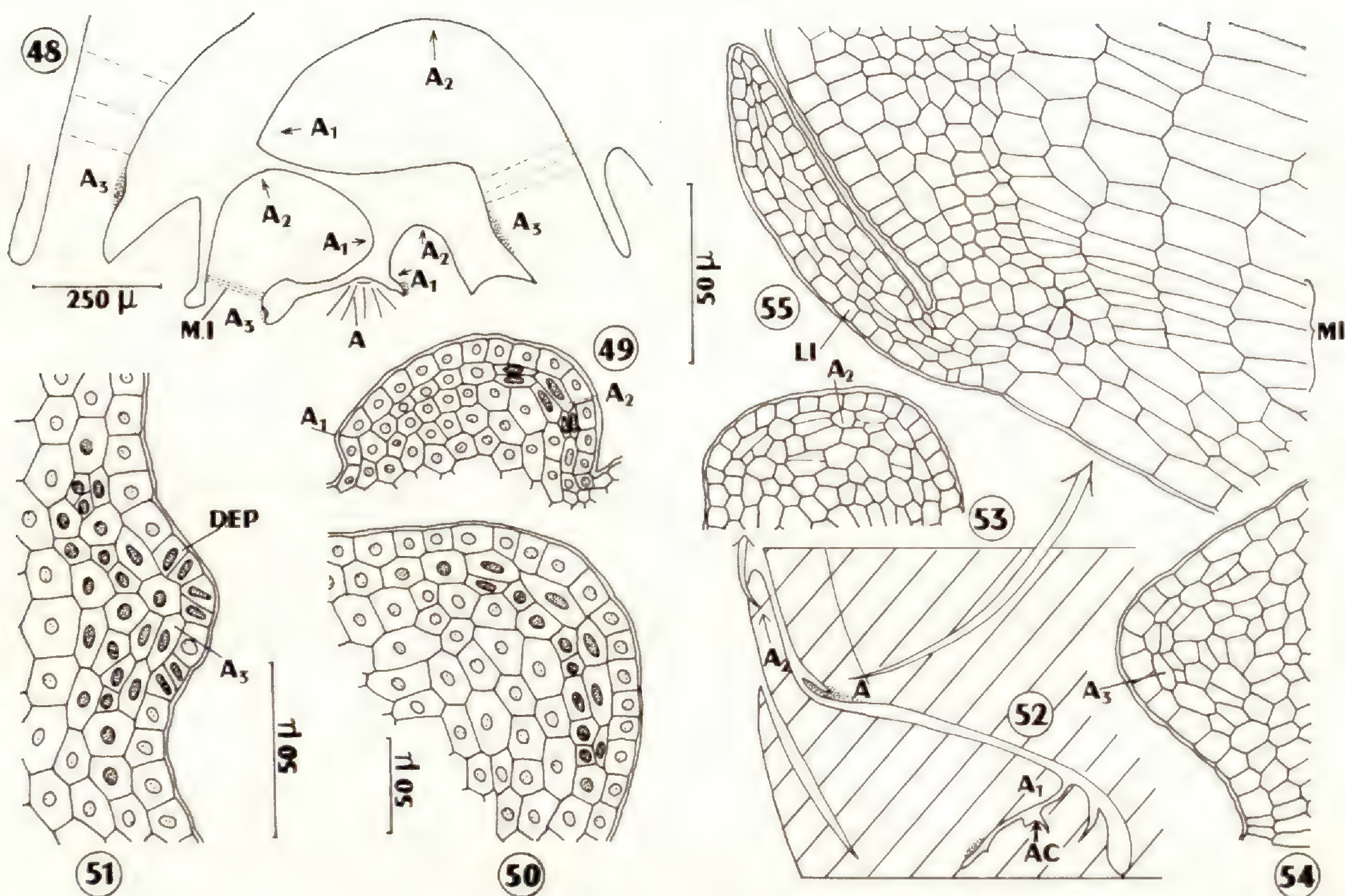


Fig. 48-51. — *Allium porrum* L. : 48, coupe sagittale d'un apex végétatif ; 49, formation de l'apex foliaire dorsal de la jeune ébauche ; 50, stade ultérieur du développement de cet apex dorsal ; 51, coupe sagittale de l'apex ventral d'une jeune feuille (A, apex caulinaire ; A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires ; D. EP, divisions de l'épiderme ; MI, méristème intercalaire).

Fig. 52-55. — *Juncus obtusiflorus* Ehrh. : 52, coupe sagittale d'un apex végétatif, montrant un primordium et trois ébauches foliaires ; 53, apex dorsal d'une ébauche jeune ; 54, apex ventral de la même ébauche ; 55, « ligule ventrale » et partie de la base du « limbe » d'une ébauche âgée (AC, apex caulinaire ; A_1, A_2 et A_3, les 3 apex foliaires ; LI, « ligule » ; MI, méristème intercalaire).

3. **Autres espèces d'***Allium*

En nous inspirant de la classification des feuilles unifaciales des Monocotylédones donnée par Roth (1949), nous avons rencontré deux types de feuilles correspondant au type *Allium cepa* L., et au type *Allium porrum*.

a. Feuilles à « limbe » unifacial : *Allium cepa* L., *A. cernuum* Roth, *A. obliquum* L., *A. nutans* L., *A. odorum* L., *A. decipiens* Fisch., *A. montanum* Schmidt, *A. paniculatum* L., caractérisées par :

— un développement foliaire identique à celui d'*Allium cepa* L. ;

— un « limbe » tubulaire à l'état adulte ;

— une ligule d'importance variable, développée, réduite (*A. obliquum* L.), très réduite (*A. odorum* L.) ou à l'état de trace (*A. nutans* L. ; *A. cernuum*).

b. Feuilles à extrémité distale unifaciale : *A. porrum* L., *A. ampeloprasum* L., caractérisées par :

— un développement homologue de celui d'*A. porrum* L. ;

— un « limbe » aplati terminé par un sommet unifacial.

4. **Conclusion sur le genre** *Allium*

Il nous apparaît donc que, si la feuille d'*Allium* est formée de trois parties apparemment distinctes (la « gaine » cylindrique close, le « limbe » tubulaire ou aplati et terminé par une extrémité unifaciale, et la ligule, distincte ou manquante), elle provient, en réalité, de l'action de trois centres de croissance dans les premiers stades, à savoir : l'apex primordial A_1, l'apex dorsal A_2 et, ultérieurement à ceux-ci, l'apex ventral A_3. Ces trois apex prennent naissance dans l'assise sous-épidermique.

Le premier conduit à la construction de l'ébauche composée d'une gaine et d'un rudiment de limbe ; le second prend naissance sur la face abaxiale de cette ébauche et assurera la formation de la partie unifaciale de la feuille. L'apex ventral (A_3) se développe sur la face adaxiale de la jeune feuille et, contrairement à l'hypothèse de THIELKE (1948) et de ROTH (1949), ne dérive pas de l'apex A_1. Il est à remarquer que chez *A. porrum* il se forme à un niveau plus bas que chez *A. cepa* où il est beaucoup plus sur le flanc de l'ancien sommet primordial. Dans tous les cas, la ligule n'apparaît qu'après le fonctionnement des deux premiers apex et se traduit morphologiquement par une ligule apparente à la base du « limbe ». Elle résulte de l'activité combinée de l'assise sous-épidermique et de l'assise épidermique correspondante.

Par la suite, un méristème intercalaire situé à la base de la très jeune feuille continuera la croissance en hauteur de la gaine chez *A. cepa* et chez *A. porrum*. Un autre méristème intercalaire, plus distal, aura une position un peu différente dans les feuilles à limbe unifacial en totalité et dans celles dont seule l'extrémité du limbe est unifaciale. Dans les premières (cas d'*A. cepa* L.), il n'affectera que les tissus issus de A_2 soulevant donc un ensemble cellulaire cylindrique (qui deviendra tubulaire par lyse des tissus centraux), le « limbe ». Dans le second cas (*A. porrum* L. par exemple), cette zone de croissance intercalaire intéressera l'ensemble du sommet de l'ébauche foliaire et écartera de la gaine aussi bien le massif cellulaire issu de A_1, que celui originaire de A_2. Il en résultera, entre une brève partie pleine et cylindrique, formée précocement par A_2, et la gaine surmontée par la ligule due à A_3, l'extension d'une bandelette aplatie formant l'essentiel du « limbe » de ces *Allium*. Le prolongement distal d'*A. porrum* est donc homologue de la totalité du limbe d'*A. cepa*.

II. *JUNCUS OBTUSIFLORUS* EHRH.

En coupe sagittale médiane, on constate les mêmes directions de croissance que chez les genres *Allium* et *Iris* (fig. 52). Le primordium foliaire, dont la région basale à valeur de gaine est bien développée et dont la région laminaire reste rudimentaire, est édifié par

un apex A_1 qui, dans l'ébauche, ne se reconnaît plus que par une zone sous-épidermique recloisonnée.

En effet, très tôt, l'apex primordial a cessé de croître, tandis qu'un deuxième apex a pris naissance sur la face dorsale de cette ébauche (fig. 53). Cet apex se distingue par des dédoublements cellulaires de la couche sous-épidermique. Ce phénomène se propage de proche en proche et l'une des assises ainsi constituée se divise anticlinalement. Dans les stades suivants, des séries de divisions dans les deux plans de cloisonnements affecteront cette zone jusqu'à la formation d'un massif cellulaire sous-épidermique, A_2. L'apex A_2 arrête tôt sa croissance. La formation dorsale ainsi édifiée constituera, plus tard, le sommet unifacial de la feuille de *Juncus obtusiflorus*. Par la suite, l'élongation du « limbe » sera assurée par l'activité d'un méristème basal, à laquelle s'ajoutera l'activité du futur méristème ventral.

D'autre part, sur la face adaxiale de la très jeune feuille, apparaissent des recloisonnements cellulaires sous-épidermiques. Il s'agit du méristème ventral A_3. Des divisions anticlinales suivent immédiatement, affectant les assises nouvellement formées (fig. 54). Dans un stade suivant, des séries de divisions dans les deux sens, aussi bien périclinales qu'anticlinales, se feront au niveau de cet apex ventral de façon à élaborer un massif cellulaire sous-épidermique. Au niveau de l'épiderme, on assiste à ce niveau à des recloisonnements anticlinaux. Ces derniers se multiplient et prolifèrent, conduisant ainsi au soulèvement ligulaire, se traduisant morphologiquement par une ligule apparente sur la face antérieure de la feuille (fig. 55 : LI).

Plus tardivement, une zone de croissance intercalaire à la base du soubassement ligulaire se met à fonctionner (fig. 55). Il s'édifie ainsi une importante zone adaxiale correspondant au « méristème ventral » de ROTH. Cette zone, très caractéristique, se distingue nettement de la zone centrale à grandes cellules du reste de la feuille.

La feuille cylindrique de *Juncus obtusiflorus* se développe donc, dans les premiers stades, par l'activité de trois apex : A_1, A_2, A_3. L'apex secondaire A_2 arrête tôt sa croissance et constituera plus tard le sommet unifacial ensiforme de la feuille âgée. L'activité du méristème intercalaire basal déterminera la surrection de la partie cylindrique du « limbe » qui est composée de tissus initiés par A_1 et A_2 ,en ce qui concerne sa région abaxiale, et par A_3 pour sa partie ventrale, et repris par ce méristème intercalaire.

LES FEUILLES TERMINÉES PAR UN APEX COURT

Nous avons rencontré de nombreuses feuilles terminées par un apex cylindrique, comme chez *Hyacinthus* (Liliacées), *Sanseverinia* (Agavacées), *Crocus* (Iridacées), et avons suivi l'évolution ontogénique de ces « leaf-apices » depuis les très jeunes feuilles jusqu'au stade adulte, pour essayer d'interpréter leurs rapports avec les autres feuilles unifaciales de Monocotylédones.

I. *HYACINTHUS ORIENTALIS* L.

Formation des feuilles

Hyacinthus produit deux sortes de feuilles :

— les « feuilles-gaines » ou écailles, les premières apparues, constituées par une « gaine » tubulaire et terminées par un limbe très réduit, bien que mesurable sous le binoculaire ;

— de grandes feuilles terminées par un court apex cylindrique. Quand elles sont très jeunes, autour de l'apex végétatif, elles paraissent constituées presque uniquement par la partie unifaciale laminaire.

Des séries de coupes sagittales effectuées à 5 μ montrent que la feuille d'*Hyacinthus* croît également selon trois directions. Le premier apex A_1 arrête tôt son activité après avoir édifié l'ébauche de gaine et un rudiment de limbe, comme dans les cas précédents.

Pendant l'arrêt de divisions de l'apex primaire, des recloisonnements ont lieu dans la couche sous-épidermique de la région dorsale de l'ébauche. Cette activité s'étend aux cellules voisines et des cloisonnements anticlinaux se produisent dans les cellules ainsi dédoublées. Au stade suivant, des divisions dans les deux plans se répéteront jusqu'à constitution d'un massif cellulaire sous-épidermique. Puis l'élongation de cette excroissance dorsale s'arrête par suite de l'arrêt de l'activité de cet apex A_2 ; celui-ci a donc élaboré l'apex unifacial du « limbe » de la feuille adulte.

Notre attention fut également retenue par la présence d'une protubérance, sur la face antérieure de la très jeune feuille, à la limite entre la « gaine » et le « limbe », peu visible en morphologie externe. Elle est caractérisée par des cloisonnements cellulaires périclinaux de la couche sous-épidermique (fig. 57). L'une des cellules ainsi formée est affectée immédiatement de divisions anticlinales édifiant un petit massif cellulaire. Bien que l'activité de ce méristème ventral soit très discrète, elle est visible sur toutes les feuilles.

Par la suite, un méristème intercalaire basal, ainsi formé, assurera l'élongation de toute la partie « laminaire » située au-dessus de A_3 et donnera la partie aplatie de la feuille.

Au fur et à mesure de son fonctionnement, cette zone prendra une prépondérance de plus en plus manifeste et finira par constituer la quasi totalité de la feuille adulte.

L'évolution d'*Hyacinthus romanus* L., *H. azurea* Chouard, *H.* sp. (des jardins) est identique à celle d'*H. orientalis* L. Cependant, l'activité du troisième apex ventral aboutit à un massif cellulaire sous-épidermique plus important. Dans tous les cas, l'épiderme ne présente aucune modification.

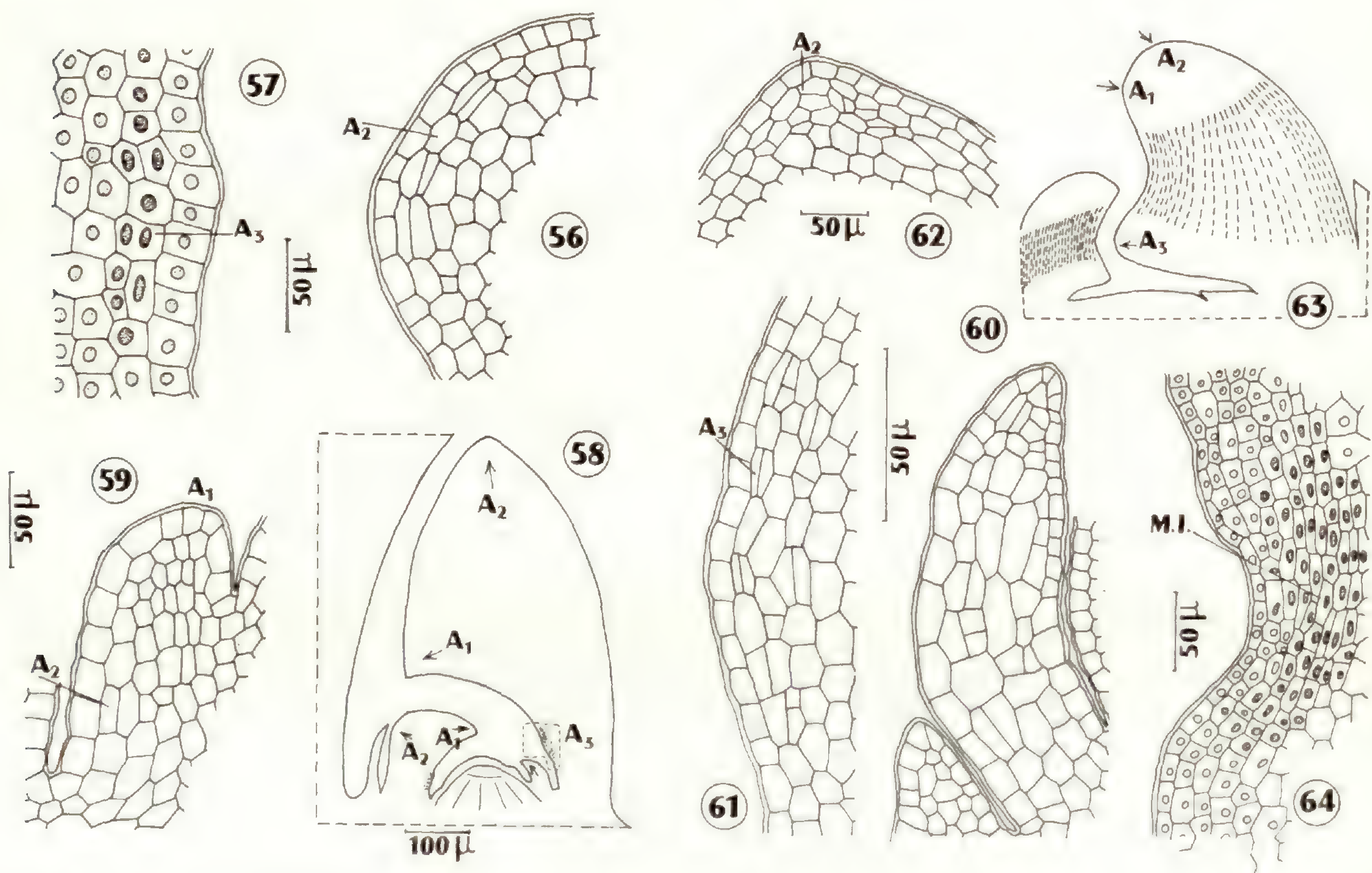


Fig. 56 et 57. — *Hyacinthus orientalis* L. : 56, coupe sagittale de l'apex dorsal d'une ébauche foliaire ; 57, début du développement de l'apex foliaire ventral.

Fig. 58 et 59. — *Sanseverinia* sp. : 58, schéma d'une coupe sagittale de l'apex végétatif ; 59, coupe longitudinale d'un primordium foliaire montrant l'initiation de l'apex dorsal (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Fig. 60 et 61. — *Crocus nudiflorus* Sm. : 60, coupe longitudinale d'une jeune ébauche foliaire ; 61, coupe longitudinale du méristème ventral d'une feuille âgée.

Fig. 62. — *Crocus aureus* Sibth., coupe longitudinale de l'apex dorsal d'une jeune feuille.

Fig. 63 et 64. — *Allium cepa* L. : 63, schéma de la coupe longitudinale d'un apex végétatif, indiquant (en pointillés) les zones de croissance intercalaire ; 64, coupe longitudinale montrant le méristème intercalaire, entre les apex A_1 et A_3. (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires, MI, méristème intercalaire).

II. *SANSEVERINIA* SP.

Les premières feuilles qui apparaissent sont caractérisées par une « gaine » très embrassante à la base, et terminées par un « limbe » à peine indiqué. Ce sont les écailles externes.

La série suivante constitue les grandes feuilles terminées par un sommet cylindrique, très mince par rapport à celui de *Hyacinthus*, et très court par rapport à la longueur totale de la feuille. En continuant la dissection vers l'apex végétatif, on constate que les très jeunes feuilles sont formées d'une « gaine » très courte et d'un « limbe » assez long, presque entièrement unifacial.

Pour étudier l'ontogénie de la feuille, nous avons eu recours à deux plans de coupes sagittales. En effet, des coupes transversales de bourgeons néoformés à la base de feuilles enterrées ont permis de noter l'existence de deux plans phyllotaxiques faisant entre eux un angle d'environ 55° ; il s'agit d'une phyllotaxie distique, avec une rotation du plan de la distichie entre la 4e et le 5e feuille.

Le premier méristème foliaire A_1 (fig. 59) est caractérisé par des recloisonnements périclinaux ayant provoqué le soulèvement de l'ébauche foliaire. Cette dernière a été façonnée par des séries de divisions anticlinales et périclinales de l'assise sous-épidermique, l'épiderme ayant juste subi les vagues de divisions nécessaires à l'extension de l'épiderme du jeune primordium. Cette activité cesse tôt et ne reprend plus dans la suite du développement de la feuille, si bien que l'apex A_1 a servi à élaborer exclusivement l'ébauche.

On ne peut donc expliquer le développement du « limbe » visible sur toutes les feuilles que par l'intermédiaire de l'activité d'un autre méristème. En effet, une zone méristématique importante se manifeste à la face abaxiale de l'ébauche. Ses cellules se distinguent par leur dédoublement qui s'étendra à cinq niveaux de cellules de l'assise sous-épidermique. Des cloisonnements anticlinaux divisent les nouvelles assises ainsi constituées. Ils assurent l'élongation du « limbe » unifacial de la jeune feuille. Mais on constate que l'activité de cet apex secondaire cesse assez tôt ; il reste inhibé pendant la suite du développement de la feuille. Ce phénomène se manifeste morphologiquement sur les feuilles adultes par la persistance du sommet cylindrique unifacial.

Par la suite, un méristème intercalaire situé à la base du « limbe » unifacial de la très jeune feuille vient relayer le précédent et déclenchera l'élongation du « limbe » linéaire des grandes feuilles.

Nous avons également constaté l'existence d'un troisième méristème, localisé sur la face ventrale de la très jeune feuille, à la frontière « gaine-limbe ». Son développement est identique à celui d'*Hyacinthus orientalis* L. et ne se manifeste pas, non plus, en morphologie externe.

III. *CROCUS NUDIFLORUS* Sm.

Ce genre ne présente aucune espèce à feuille ensiforme, mais l'existence d'un sommet unifacial très court retient notre attention.

Crocus produit, lui aussi, deux sortes de feuilles, comme nous l'avons déjà vu chez *Hyacinthus* et *Sanseverinia* :

— les « feuilles-gaines », formées d'une « gaine » fermée en tube, terminées par un moignon de limbe ;

— les grandes feuilles constituées d'un « limbe » tronqué au sommet, démesurément long par rapport à la « gaine ».

Les coupes sagittales ont dû être réalisées suivant deux plans ; il y a en effet rotation d'environ 90° du plan de distichie entre les feuilles 2 et 3.

Un premier apex foliaire met en place l'ébauche foliaire constituée d'une gaine et d'un rudiment de limbe. Pendant que s'arrête l'activité de l'apex A_1, un deuxième apex se différencie dans l'assise sous-épidermique de la face abaxiale de l'ébauche foliaire. Il se distingue par des dédoublements cellulaires, suivis de divisions anticlinales. Les séries de cloisonnements aussi bien anticlinaux que périclinaux des stades suivants assureront la formation du sommet unifacial court de la feuille. Dans la suite du développement de la feuille, seule l'activité d'un méristème intercalaire basal assurera l'élongation de la région linéaire du « limbe » des grandes feuilles.

Il apparaît enfin un troisième apex localisé à la limite entre « limbe » et « gaine », de la face adaxiale de la feuille. Il est visible aussi bien sur les « feuilles-écailles » que sur les grandes. L'assise sous-épidermique présente à un niveau des dédoublements cellulaires par recloisonnements périclinaux, et l'une, au moins, des assises nouvellement construites, est affectée de recloisonnements anticlinaux. Dans un stade ultérieur, une série de divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales conduit à la formation d'un massif cellulaire (fig. 61) non apparent en morphologie externe.

Notons que *C. aureus* Sibth. (fig. 62), et *C. olivieri* J. Gay ont un développement identique à celui qu'on observe chez *C. nudiflorus.*

IV. CONCLUSIONS SUR LES FEUILLES A APEX COURT

L'étude ontogénique montre que les feuilles terminées par un apex cylindrique court assurent leur croissance par l'intermédiaire de trois apex foliaires : A_1 primaire, A_2 dorsal, A_3 ventral.

L'apex dorsal se développe secondairement sur la face dorsale de l'ébauche formée par l'activité de l'apex primaire. Il fonctionne pendant un temps très court et donne l'extrémité distale unifaciale de la feuille, la plus grande partie du « limbe » étant le résultat de l'activité d'un méristème intercalaire basal.

La feuille, morphologiquement dépourvue de ligule, montre, en coupe sagittale, un massif cellulaire provenant de A_3 et caractérisé par des recloisonnements périclinaux. Jusqu'à présent, aucun des Botanistes antérieurs n'a mentionné son existence. Il se manifeste pourtant sur toutes les feuilles, depuis les stades jeunes jusqu'au stade adulte.

Son emplacement est toujours localisé à la base du « limbe », sur la face ventrale de la feuille, c'est-à-dire à l'endroit où l'on observe la protubérance cellulaire des feuilles ensiformes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au cours de cette étude nous avons observé le développement de quelques feuilles unifaciales de Monocotylédones depuis les premiers stades jusqu'au stade adulte. Ceci nous amène à les classer en :

— feuilles ensiformes : Iridacées (*Iris*, *Gladiolus*), Cypéracées (*Cladium flexuosum* Clarke), Xyridacées (*Xyris*), Restionacées (*Anarthria*), Juncaginacées (*Tetroncium magellanicum* Willd.), Haemodoracées (*Conostylis*) ;

— feuilles ensiformes terminées par un « limbe » étalé (*Dianella*) ;

— feuilles cylindriques dont un exemple est *Allium cepa* L. ;

— feuilles cylindriques du type *Juncus* ;

— feuilles terminées par un apex unifacial court : *Hyacinthus*, *Sanseverinia*, *Crocus*.

Plusieurs faits ont été retrouvés dans les différentes feuilles étudiées, et surtout l'existence de trois apex foliaires, apparaissant selon l'ordre chronologique suivant : A_1, primordial ; A_2, dorsal ; A_3, ventral. Ces trois apex ont une origine homologue : ils prennent naissance dans l'assise sous-épidermique à partir de recloisonnements périclinaux puis anticlinaux.

Dans tous les cas, le premier apex A_1 cesse assez tôt de se diviser et reste inhibé durant le reste du développement de la feuille. Son activité est donc limitée à la formation d'une ébauche constituée de gaine et de rudiment de limbe, ce dernier étant ce qui donne normalement le vrai limbe.

Pendant l'arrêt de l'activité de l'apex A_1, un deuxième apex se différencie sur un point de la face dorsale de l'ébauche indépendamment de A_1. Il assurera la croissance du « limbe » unifacial, ou de la partie unifaciale du « limbe ».

Un méristème intercalaire reprendra plus tard l'élongation de ce « limbe ».

Il est à remarquer l'apparition, près du sommet de la gaine, et sur la face adaxiale, de l'ébauche d'un méristème, pouvant être caractérisé par un dédoublement localisé de l'assise sous-épidermique par recloisonnements périclinaux, suivi immédiatement de quelques divisions anticlinales des cellules de l'une des assises ainsi formées et des divisions ultérieures aussi bien anticlinales que périclinales, conduisant à la formation d'un petit massif cellulaire.

Ce phénomène est mis en évidence pour la première fois, chez les feuilles ensiformes et les feuilles terminées par un apex court. Il ne se manifeste pas, ou peu, en morphologie externe et correspond à la notion de « soubassement ligulaire », notion définie par TRAN THI TUYET-HOA dans les feuilles de Graminées. Il apparaît après que les apex A_1 et A_2 ont fonctionné, et constitue une formation ontogéniquement secondaire.

En dehors de ces caractères communs à l'ensemble des feuilles unifaciales, les apex

foliaires A_2 et A_3 présentent des variations dans l'intensité ou la durée de leur fonctionnement, déterminant ainsi la morphologie externe de la feuille.

L'apex dorsal reste actif jusqu'à ce que la feuille ait atteint son développement final dans les feuilles ensiformes et les feuilles cylindriques du type *Allium cepa*, alors que dans les autres feuilles son activité est très réduite, comme chez *Dianella*, *Allium porrum*, *Juncus obtusiflorus* et dans les feuilles terminées par un apex court (*Hyacinthus*).

Dans le premier cas, il assure l'élaboration complète du « limbe » unifacial, plein et aplati (feuilles ensiformes), ou lacuneux et rond (type *Allium cepa*). Dans le second cas, l'activité limitée de l'apex dorsal se traduit morphologiquement par un sommet distal unifacial, le « Vorläuferspitze » des auteurs allemands ; par la suite, seul un méristème intercalaire basal fonctionnera, assurant l'élongation du « limbe » linéaire jusqu'au stade adulte.

Les feuilles cylindriques offrent, par conséquent, une variation de structure, découlant du fonctionnement de l'apex dorsal. C'est ainsi que les feuilles d'*A. cepa* et d'*A. porrum*, bien qu'ayant un développement identique dans leurs premiers stades, diffèrent par la formation, chez le second, d'un « limbe » linéaire bifacial, produit du méristème intercalaire.

De même, l'arrondissement du « limbe » unifacial d'*Allium cepa* et celui de *Juncus obtusiflorus* diffèrent. En effet, bien que ces « limbes » se ressemblent morphologiquement, leur processus de formation n'est pas semblable ontogéniquement. Chez le premier, l'arrondissement de la lame résulte d'un phénomène schizogène. En effet, à la périphérie du « limbe » d'une jeune feuille se différencient deux ou trois couches qui s'allongent radialement ; comme le parenchyme interne spongieux ne supporte pas la poussée de ces cellules périphériques, il se déchire en laissant des lacunes et, finalement, il se forme une cavité centrale.

Chez *Juncus obtusiflorus*, la feuille est constituée d'un sommet unifacial ensiforme très court, porté par un « limbe » unifacial. L'arrondissement de ce dernier résulte de l'activité d'un tissu ventral issu du méristème A_3 et qui s'étend sur la face adaxiale de la lame.

Il est facile, à partir de ces différents exemples, d'établir tout un système d'homologies. C'est ainsi que la « lame » unifaciale des feuilles ensiformes et des feuilles cylindriques du type *Allium cepa* est homologue du sommet unifacial en carène d'*A. porrum*, de *Juncus obtusiflorus* et enfin de l'apex cylindrique unifacial terminant les feuilles d'*Hyacinthus*. Dans tous les cas, la partie unifaciale constitue une excroissance dorsale de l'ébauche foliaire (formée par le premier apex A_1), excroissance due à l'activité de l'apex A_2.

Au niveau de l'apex ventral A_3, les différences rencontrées tiennent également à des variations d'intensité ou de durée de fonctionnement.

L'apex A_3 peut limiter son activité au niveau de l'assise sous-épidermique, conduisant ainsi à la formation d'un « soubassement ligulaire » que nous avons observé chez les genres et les espèces à feuilles ensiformes et chez les feuilles terminées par un apex court (*Hyacinthus*, *Sanseverinia*, *Crocus*).

Il peut étendre ses divisions jusqu'au niveau de l'épiderme recouvrant le « soubassement ligulaire ». Il résulte ainsi une prolifération ligulaire se traduisant morphologiquement par une ligule apparente [cas des feuilles cylindriques (type *Allium*, type *Juncus obtusiflorus*), et de quelques feuilles ensiformes (*Xyris decipiens*, *X. anceps*, *Anarthria laevis*)].

L'apex A_3 peut aussi contribuer à l'édification d'une zone méristématique située sur la face ventrale de la feuille. Cette zone se forme à partir d'un méristème intercalaire agissant sur le « soubassement ligulaire » qu'il avait formé (cas du *Juncus obtusiflorus*).

Examinons ces résultats en fonction de ceux connus jusqu'ici.

Notons d'abord que l'existence de trois apex foliaires dans les feuilles de ce type n'a jamais été mentionnée dans la littérature. Ceci nous amène à réviser l'opinion jusqu'ici admise sur les directions de croissance de la feuille unifaciale. Il n'est pas impossible que quelques feuilles de Dicotylédones puissent présenter une ontogenèse comparable. Citons ici le cas de *Rhombophyllum dolabriforme* (Aizoacées), dont la feuille présente trois apex superposés visibles en morphologie externe (cf. fig. 942, IV et V de TROLL, 1939) et, probablement, de certains *Saxifraga* du type *S. retusa* (cf. LAZNIEWSKI, 1896).

Par ailleurs, le « limbe » unifacial des feuilles de Monocotylédones a été le sujet de nombreuses interprétations. S'accordent-elles avec nos observations ?

Pour le cas des feuilles ensiformes, CHERMEZON (1929) avait émis l'hypothèse suivante : « la disposition ensiforme suppose vraisemblablement le concours lors du développement de l'ébauche foliaire de... déplacement dorsal du point de croissance » ; en réalité, nos observations montrent qu'il n'y a pas de déplacement de l'apex foliaire au cours de l'ontogénie mais bien apparition de nouveaux apex qui ne semblent pas dériver directement de l'apex A_1.

Plus récemment GUÉDÈS (1967) adopte une autre interprétation de la feuille ensiforme des Iridacées. Il reprend le concept de stipule médiane de TROLL (1939), formation résultant de l' « union de deux proliférations en oreillettes de la région distale de la gaine ». Dans le cas des Iris, la lame ensiforme serait alors le « limbe (qui) naît après et apparemment sur le dos de la stipule médiane ». Rien dans l'ontogénie n'indique la possibilité d'une telle union, et le besoin de faire intervenir la si commode notion de développement proleptique ne plaide pas en faveur de cette hypothèse. D'autre part, l'existence constante d'un troisième apex la contredit formellement. En effet, les « proliférations en oreillettes de la région distale de la gaine » devraient s'unir, dans cette hypothèse, pour former, d'une part la ligule que nous avons observée (originaire de A_3) et d'autre part la « stipule médiane » (provenant de A_1) ; il est évident que deux organes latéraux pairs ne peuvent se rejoindre par leur marge, pour donner simultanément deux organes impairs superposés, d'origine ontogénique différente.

En ce qui concerne les feuilles cylindriques, ROTH (1949) interprète la feuille unifaciale de *Juncus obtusiflorus* comme résultant de l'activité combinée de l'apex primaire A_1 et d'un apex ventral. Elle la qualifie de feuille « monopodiale » en opposition avec les feuilles « sympodiales » d'*Allium* et d'*Iris*. Cette hypothèse ne correspond guère avec la marche ontogénique et n'explique pas la morphologie externe de la feuille adulte. En effet, celle-ci est formée d'un sommet plein et aplati résultant de l'activité réduite de l'apex dorsal et d'une partie creuse et cylindrique, d'origine différente.

En ce qui concerne les feuilles d'*Allium*, nous repoussons l'hypothèse de THIELKE (1948) selon laquelle la « lame » (« Spreite ») de la feuille d'*A. cepa* est l'équivalent du « limbe » entier de la feuille d'*A. porrum*. Pour cet auteur, la feuille d'*A. porrum* n'aurait subi ici qu'un aplatissement transversal et la pointe terminale en forme de carène correspondrait à une complication de nature tertiaire. L'étude ontogénique montre que le « limbe » unifacial (« Rundspreite » de ROTH) d'*A. cepa* correspond au sommet unifacial (« Vorläuferspitze ») d'*A. porrum*, tous les deux étant le produit de l'activité d'un apex dorsal, activité continue chez le premier, et réduite chez le deuxième. Ces résultats rejoignent les observations de ROTH (1949) : « Dieser dorsale Auswuchs kann entweder eine sog. « uni-

faziale » massive Vorläuferspitze bei geringen Längenwachstum oder ein « unifaziales » Oberblatt hervorbringen » (p. 330).

Nous constatons donc que la zone arrondie des feuilles (aussi bien la « Spreite » d'*A. cepa*, que la « Vorläuferspitze » d'*A. porrum*) ne résulte pas d'un rapprochement des bords de la feuille, hypothèse souvent émise pour expliquer la naissance des organes cylindriques.

Quant aux feuilles terminées par un apex cylindrique court, l'interprétation de Guédès (1965) considérant le mucron terminal de la feuille de la Jacinthe ou de la Tulipe comme issu de « l'union des lames antérieure et postérieure », ne concorde nullement avec les faits observables. De même, l'interprétation morphologique d'Arber, selon laquelle ce genre de feuilles ne présente pas de vrai « lamina », ne nous paraît pas admissible. En effet, ce sommet cylindrique court est le résultat de l'activité d'un apex secondaire dorsal, identique à celui qui a donné naissance au « limbe » unifacial des feuilles ensiformes et à celui des feuilles cylindriques. Il représente donc une entité morphologique bien distincte.

En ce qui concerne le troisième apex foliaire, ventral, nous avons rencontré de moins nombreux écrits, bien qu'il soit présent sur toutes les formes de feuilles que nous avons étudiées.

Leur mode d'initiation sur les feuilles cylindriques fut l'objet d'une vive discussion. C'est ainsi que Roth (1949) expliquait que le méristème ventral (A_3) d'*Allium cepa* se développait à partir de l'apex primaire (A_1) contrairement à celui d'*A. porrum* qui se formait indépendamment de l'apex A_1, sur la face antérieure de la « gaine ». Elle interprétait donc la ligule de la première espèce comme la continuation du sommet primaire. Par ailleurs, cet auteur homologue la ligule à la « Medianstipel » des Dicotylédones. Thielke (1948) pensait que la place du sommet primaire (A_1) d'*A. porrum* ne se déterminerait plus en morphologie externe que par la ligule, ce qui suppose que la ligule d'*A. porrum* se développait également à partir de l'apex A_1.

Pour notre compte, le résultat des observations montre que l'apex ventral de ces deux espèces d'*Allium* prend naissance un peu en dessous du sommet de l'ébauche, à la limite entre la gaine et le limbe véritable (qui reste rudimentaire), sur la face adaxiale de la très jeune feuille.

En 1923, Ghose avait supposé que, dans bien des cas, il existe un apex ventral qui peut évoluer en un « limbe », se traduisant par une membrane mince parcourant toute la face ventrale de la feuille (cas tératologique observé chez *Allium ursinum* L.), mais ses observations restent incomplètes.

Aucun de nos prédécesseurs n'a signalé l'existence du troisième apex foliaire sur la face ventrale des feuilles ensiformes et des feuilles terminées par un apex cylindrique court. Seule Roth, en 1949, avait signalé la présence d'une ligule sur les feuilles aplaties d'Iridacées, mais jamais sur les feuilles ensiformes : « Wir dürfen dabei nun nicht vergessen, das es bei den Iridaceen auch nich schwertförmig ausgebildete Flackblätter, zum Beispiel, das von *Rosea purpurea*, das sogar mit einer Ligula ausgestattet ist, wobei man die Ligula derjenigen von *Allium porrum* homolog setzen darf » (p. 329). Nos observations montrent que ce méristème existe toujours, mais qu'il peut rester inhibé, ne se traduisant pas alors en morphologie externe, ce qui rejoint les observations de Tran Thi Tuyet-Hoa sur le « soubassement ligulaire » de certaines feuilles de Graminées.

La feuille « unifaciale » de Monocotylédone présente ainsi une uniformité très remarquable dans le processus de son développement. En effet, elle est « bifaciale » dans les pre-

miers stades de formation. Cette phase correspond à la mise en place d'une ébauche constituée d'une gaine et d'un limbe rudimentaire, puis cette structure s'arrête en faveur de la partie « unifaciale », résultant de la croissance d'un méristème abaxial néoformé. Par conséquent, l'hypothèse de Guédès (1965), selon laquelle l'apex du « phyllome unifacial » des Monocotylédones est le même que celui du « phyllome bifacial » dont il dériverait, ne peut concorder avec les résultats de nos observations. De même, l'hypothèse de Buchenau (1890), reprise par Goebel (1901) et par Adamson (1925), qui voient dans la feuille unifaciale des Joncées une feuille bifaciale avec une « suppression de la partie adaxiale », ne peut plus être soutenue.

Nous constatons donc, d'une part, que des formations morphologiquement différentes telles que les feuilles d'*Iris*, *Juncus*, *Allium*, *Crocus* ont une origine semblable, d'autre part, que des feuilles analogues au stade adulte comme celles d'*Allium cepa* et de *Juncus obtusiflorus* ne sont pas entièrement identiques, le processus d'arrondissement étant différent.

Enfin, du point de vue phylogénique, il est remarquable de constater l'identité de structure des premiers stades ontogéniques de ces feuilles. Bien entendu, il convient maintenant de rechercher si des feuilles de type plus « habituel », la feuille graminéenne par exemple, ne manifestent pas des stades ontogéniques comparables. L'existence de ces trois apex, d'activité variable, aurait alors une valeur plus générale et permettrait d'entrevoir une origine possible de la feuille des Monocotylédones.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAMSON, R. S., 1924. — Preliminary note on secondary growth in some Iridaceae. *Nature* (London), **114** : 262 *sq.*

— 1925. — On the leaf structure of *Juncus. Ann. Bot.* (London), **39** : 599 *sq.*

ARBER, A., 1920. — On the leaf structure of certain Liliaceae, considered in relation to the phyllode theory. *Ann. Bot.* (London), **34** : 447-465.

— 1921. — The leaf structure of the Iridaceae, considered in relation to the phyllode theory. *Ibid.*, **35** : 301-336.

— 1922. — On the nature of the « blade » in certain Monocotyledonous leaves. *Ibid.*, **36** : 329-351.

— 1922. — On the leaf-tips of certain Monocotyledons. *Linn. Soc. J. Bot.* (London), **45** : 467-476.

— 1925. — Monocotyledons, a morphological study. Codicote, 1 vol. (reprint 1961).

— 1950. — The natural Philosophy of Plant Form. Cambridge, 1 vol.

BAKER, J. G., 1878. — Systema Iridacearum. *Journ. Linn. Soc.*, **16** : 61-180.

BALICKA-IWANOWSKA, G., 1892-1893. — Contributions à l'étude anatomique et systématique du genre *Iris* et des genres voisins. *Arch. Sci. phys. nat.* (Genève), **28** : 413-435 ; **29** : 185-200 et 225-241.

BAUM, H., 1950. — Unifaziale und Subunifaziale Struckturen, im Bereich Blütenhülle und ihre Verwend barkeit für die Homologisierung der Kelch-und Kronblätter. *Öst. bot. Zschr.*, **97** : 1-43.

— 1953. — Ueber unifaziale Griffel und Narben. *Planta*, **42** : 452-460.

BLAU, J. — Vergleichende anatomische Untersuchungen der schweizerischen *Juncus* — Arten. Diss. [Analyse *in* : *Just's Bot. Jahr.*, **33** : 2, 4 (1904-1905)].

BOUREAU, E., 1954-1957. — Anatomie végétale. 3 vol. 330 + (331-517) + (518-752). Paris.

BUCHENAU, F., 1888. — Doppelspreitige Laubblätter. *Ber. deutsch. Bot. Ges.*, **6** : 179-186.

— 1890. — Monographia Juncacearum. *Bot. Jahrb.*, **12**.

BUGNON, P., 1928. — Les bases anatomiques de la théorie de la concrescence congénitale. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **75** : 25 *sq.*

— 1928. — La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable. *Ibid.*, **75** : 740-748.

BUGNON, F., 1963. — La notion de concrescence congénitale et le cas des bourgeons « extra-axillaires » du *Zostera marina* L. *Mém. Soc. bot. Fr.*, **110** : 92-101.

CANDOLLE, A. P. DE, 1813. — Théorie élémentaire de la Botanique. Paris, 1 vol., 512 p.

CANDOLLE, A. DE, 1835. — Introduction à l'étude de la Botanique, ou Traité élémentaire de cette science. Paris, 2 vol.

CANDOLLE, C. DE, 1868. — Théorie de la feuille. *Arch. Sci. Phys. Nat. Genève*, 5e sér., **32**.

CELAKOVSKY, L. J., 1884. — Ueber ideale oder congenitale Vorgänge der Phytomorphologie. *Flora*, **42** : 435-460.

— O listech monofacialnich. *Rozpravy Ceské Akad. Ces. Fr. Jos.*, **12** : 1-40 [Analyse *in* : *Bot. Centralblatt*, **93** : 343-344 (1903)].

CHERMEZON, H., 1928. — Sur les feuilles ensiformes de quelques Cypéracées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **186** : 260-262.

— 1929. — Les Cypéracées à feuilles ensiformes. *Archives de Botanique*, **3** (5) : 73-101.

CHODAT, R., 1920. — Principes de botanique. 3e édition, revue et augmentée. Paris, 1 vol.

CHODAT, R., et G. BALICKA-IWANOWSKA, 1892. — La feuille des Iridées. Essai d'anatomie systématique. *Journ. Bot.* (Paris), **6** : (5-6), 1-27.

CUVIER, G., 1828. — Rapports sur les progrès des sciences naturelles depuis 1789 jusqu'en 1808. Paris (voir **3** : 60).

DALITZCH, M., 1898. — Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Aroïdeen. *Bot. Centralblatt*, **25** : 153 *sq*.

DEINEGA, V., 1898. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. *Flora*, **85** : 439-498.

DOMIN, K., 1911. — Morphologische und phylogenetische Studien über Stipularbildungen. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **24** : 117.

DUCHARTRE, P., 1892. — Observations sur les feuilles ensiformes des Iridées. *Journ. Soc. nat. Hort. France*, série 3, **14** : 556.

DUPUY, P., 1963. — Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie expérimentale chez les Angiospermes. Thèse, Poitiers. 1 vol.

DYKES, W. R., 1913. — The Genus *Iris*. Cambridge, 245 p.

DUVAL-JOUVE, J., 1871. — Sur quelques tissus des Joncées, des Cypéracées et des Graminées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **18** : 231.

— 1872. — De quelques *Juncus* à feuilles cloisonnées. *Rev. Sci. Nat.* (Paris), **1** : 117-150.

EICHLER, A. W., 1861. — Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen. Marburg. 1 vol., 60 p.

ESAU, K., 1962. — Plant Anatomy. New-York. 1 vol., 735 p. (voir p. 454).

FLOURENS, P., 1842. — Éloge de M. de Candolle. Éloges historiques, 2e sér.

FOSTER, M., 1892. — Bulbous Irises. Royal. Hort. Society, 86 p.

GAISBERG, E. VON, 1922. — Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien, unter besonderer Berücksichtigung der Arbeit von A. Arber : « The phyllode theory of the Monocotyledonous leaf, with special reference anatomical evidence ». *Flora*, N.F., **15** : 177-190.

GAVAUDAN, P., 1959. — Sur la signification de quelques formes foliaires et la théorie des gradients de sexualisation chez les Angiospermes. *Trav. Lab. Biol. vég.*, Poitiers (12) : 1-11.

GENTNER, G., 1905. — Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. *Flora*, **95** : 327-383.

GHOSE, S. L., 1923. — An example of leaf-enation in *Allium ursinum* L. *New Phytologist.*, **22** (2).

GILG, E., 1891. — Beitrage zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. *Bot. Jahrb.* : 541 *sq*.

GLEASON, H. A., and A. CRONQUIST, 1963. — Manual of vascular Plants of Northeastern United States and adjacent Canada. New Jersey, 1 vol., 810 p.

GLÜCK, H., 1901. — Die Stipulargebilde der Monocotylen. Verh. Naturhist. Med. Verein. Heidelberg, **7** : 1 *sq*.

— 1919. — Blatt — und blütenmorphologische Studien. Jena, 1 vol., 696 p.

GOEBEL, K., 1883. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. *In* : SCHENK, Handbuch der Botanik, **2** : 219 *sq*.

— 1901. — Morphologische und biologische Bemerkungen. 10. Über die Bedeutung der Vorläuferspitze bei einigen Monokotylen. *Flora*, **98** : 470-472.

— 1928-1933. — Organographie der Pflanzen. Jena, 3 vol.

GUÉDÈS, M., 1965. — Homologies des pièces florales chez *Tulipa gesneriana* L. *Rev. gén. Bot.* (Paris), **72** : 289-322.

— 1965. — Les formations « ligulaires » des pétales des Caryophyllacées-Sinéloïdées. (Sic.). Comparaisons avec la ligule des Graminées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112** : 164-179.

— 1967. — Stipules médianes et stipules ligulaires chez quelques Liliacées, Joncacées et Cypéracées. *Beitr. Biol. Pfl.*, **43** : 59-103.

HOCQUETTE, M., 1946. — Les fantaisies botaniques de Gœthe. Lille, 1 vol.

HOFFMANN, C. A., 1933. — Developmental morphology of *Allium cepa*. *Bot. Gaz.*, **95** : 279-299.

INAMURA, S., et M. HIDA, 1956. — Dorsiventral structure of unifacial leaves in several *Iris* species. *Bot. Mag.* (Tokyo), **69** : (822), 570-577.

IRMISH, T., 1850. — Zur Morphologie der monokotylischen Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin.

KNOLL, F., 1948. — Entwicklung und morphologische Bedeutung unifazialer Vorläuferspitzen an Monokotylenblättern. *Öst. Bot. Zschr.*, **95** : 163-193.

LAMPA, E., 1900. — Untersuchungen über einige Blattformen der Liliaceen. *Öst. Bot. Zschr.*, **50** : 421-425.

LAURENT, M., 1904. — Recherches sur le développement des Joncées. Thèse, Paris, 1 vol.

LAZNIEWSKI, W. VON., 1896. — Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. *Flora* (Jena), **82** : 224.

LEINFELLNER, W., 1954. — Beiträge zur Kronblattmorphologie. *Öst. Bot. Zschr.*, **101** : 428-434, 558-565 et 586-591.

LINDMAN, C. A. M., 1899. — Zur Morphologie und Biologie einiger Blätter und belaubter Sprosse. *Bih. Konig. Sv. Vet. Akad. Handl.*, **25** : 1-63.

MAJUMDAR, G. P., 1956. — Stipules, stipels, ligules and leaf-sheath. *Proc. Ind. Acad. Sci. Bot.*, **43** : 9-22.

MASSART, J., 1894. — La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. *Bull. Soc. Roy. Belgique*, **22** : 252.

MENZ, I., 1910. — Anatomie der Gattung *Allium* ecc. Sitzungsber. *Akad. Wissenschaften* (Wien), **119**.

METCALFE, C. R., 1969. — Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae. *Amer. J. Bot.*, **56** (7) : 782-790.

METCALFE, C. R., et M. GREGORY, 1964. — Some new descriptive terms for Cyperaceae with a discussion of variations in leaf form noted in the family. *Notes Jodrell Lab.* (Kew), 11 p. ronéo.

NAUDIN, C., 1842. — Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires des végétaux. *Ann. Sci. nat.* (Paris), 2e sér., Bot., **18** : 360.

— 1844. — Nouvelles recherches sur le développement des axes et des appendices chez les végétaux. *Ann. Sci. Nat.* (Paris), 3e sér., Bot., **1** : 162-176.

PLANTEFOL, L., 1965. — A propos d'une note récente de M. Guédès. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **260** : 945-949.

RAYNAL, J., 1968. — Une nouvelle espèce de *Senecio* à feuilles unifaciales. *Adansonia*, n. sér., **2** : 431-434.

ROSS, H., 1892-1893. — Anatomia comparata delle foglie delle Iridee, studio anatomico-sistematico. *Malpighia*, **6** : 90-116, 179-205 et **7** : 349 *sq.*

ROTH, I., 1949. — Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular-und Ligular-bildungen. *Planta*, **37** : 299-336.

RÜDIGER, W., 1939. — Die Sprossvegetationspunkte einiger Monocotylen. *Beitr. Biol. Pfl.*, **26** (3) : 401-443.

SAINT-HILAIRE, A. DE, 1840. — Leçons de Botanique. Paris, 1 vol., 930 p.

SARGANT, E., 1903. — A theory of the original of Monocotyledons founded on the structure of their seedlings. *Ann. Bot.*, **17** : 1-92.

SCHLICKUM, A., 1896. — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monocotylen. *Bibl. Bot.*, **6** : 1.

SCHNELL, R., 1965. — La feuille, unité morphologique ou organe complexe. *Cahiers Études biol.* (Lyon), (13-15) : 157-170.

SCHULZE, R., 1893. — Beiträge zur Vergleichen Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. *Bot. Jahrb.*, **17** : 295 *sq.*

SOLEREDER, H., und F. JURGEN MEYER, 1928. — Systematische Anatomie der Monocotyledonen. Berlin [voir **3** : 140].

THIELKE, C., 1948. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. *Planta*, **36** : 154 *sq.*

TRAN THI TUYET-HOA, 1968. — La notion de ligule latente. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **115** : 63-76.

— Remarques sur la lemme du *Triticum aestivum* L. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (1-2) (*sous presse*).

TRÉCUL, A., 1853. — Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sci. Nat.* (Paris), 3e sér., Bot., **20** : 235.

— 1880. — Formation des feuilles et apparition de leurs premiers vaisseaux chez les *Iris*, *Allium*, *Funckia*, *Hemerocalis*, *C. r. Acad. Sci.*, *Paris*, **90** : 1047-1053.

TROLL, W., 1932. — Über Diplophyllie und verwandte Erscheinung in der Blattbildung. *Planta*' **15** : 356-406.

— 1939. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. (Voir **2** : 1165).

— 1949. — Die Stiel-Spreiten Relation. *Die Naturwissenschaften*, **36** : 33-338.

— 1955. — Über den morphologischen Wert der sogenannten Vorläuferspitze von Monokotylenblättern. *Beitr. Biol. Pfl.*, **31** : 525-558.

TROLL, W., et H. J. MEYER, 1955. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. *Planta*, **46** : 286-360.

VAN TIEGHEM, P., 1891. — Traité de Botanique. 2e édition, 1855 p. (voir p. 300).

VELENOVSKY, J., 1905-1915. — Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prague. 4 vol., 278 + 734 + 1211 + 224 p.

WARDLAW, C. W., 1965. — Leaves and buds : mecanisms of local induction in plant growth. *In* : *Cell differentiation Morph. intern. Lecture Course* (Wageningen).

Manuscrit déposé le 18 janvier 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 46, mai-juin 1972.
Botanique 2 : 29-69.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.